This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY USE
LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA

LIBRARY USE

D. 5321

DIE NEMATODEN

IN DEN

RESPIRATIONSORGANEN UND DEM SCHLUNDE

DES SCHAFES.

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR ERLANGUNG DER DOCTORWÜRDE

VON DER

PHILOSOPHISCHEN FACULTÄT DER UNIVERSITÄT BASEL

VON

PAUL GOLDBECK,

PRACT. THIERARZT,

ROSSARZT IM 3. BAD. DRAG.-REGT. PRINZ KARL NR. 22.

MÜLHAUSEN i. E.

BUCHDRUCKEREI VON WENZ & PETERS.

1894.

BIOLOGY LIBRARY

DIE NEMATODEN

IN DEN

RESPIRATIONSORGANEN UND DEM SCHLUNDE

DES SCHAFES.

BIOLOGY LIBRAR

In den Lungen der Hausschafe finden sich eine ganze Anzahl von zur Gruppe der Nematoden gehörender Schmarotzer. Auf Grund der bisherigen Entdeckungen und Forschungen wurden nicht weniger als 10 differente Species beschrieben und mit verschiedenen Namen belegt, ohne dass jedoch noch eine wirklich eingehende zoologische Untersuchung und genaue Charakteristik aller dieser Arten erfolgt wäre.

Betrachten wir zunächst einmal, welche Species bisher erwähnt sind, so finden wir folgende:

1) *Strongylus filaria Rudolphi.*
2) *Strongylus paradoxus Mehlis.*
3) *Pseudalius ovis pulmonalis Koch.*
4) *Strongylus bronchialis Harley.*
5) *Nematoideum ovis Rudolphi.*
6) *Strongylus rufescens Leukart.*
7) *Strongylus minutissimus Mégnin.*
8) *Strongylus commutatus Diesing.*
9) *Strongylus ovis pulmonalis Diesing.*
10) *Nematoideum spec. Ebertz.*

Es soll nun Zweck dieser Arbeit sein durch eingehendes Studium der einzelnen Nematoden einestheils uns eine genauere Kenntniss der vorhandenen Species zu schaffen, anderntheils die Arten so zu präzisieren, dass im einzelnen Falle die Bestimmung der vorliegenden Art leicht ermöglicht ist. Demgemäss wird es zunächst unsere Aufgabe sein, die einzelnen Parasiten genau zoologisch und

anatomisch zu prüfen und soll dies in der oben angeführten Reihenfolge geschehen.

Strongylus filaria.

Der grösste und häufigste, demgemäss auch am längsten bekannte Schmarotzer in der Schaflunge ist unstreitig *Strongylus filaria Rudolphi, the thread Lung Worm* der Amerikaner. Schon Daubenton erwähnt in seiner Instruction für Schäfer (p. 269) eine verminöse Pneumonie, die sich auf diesen Parasiten bezieht und welche im Jahre 1768 einen grossen Verlust unter den Wollschafen von Montbard veranlasste. Campher lieferte im Jahre 1803 (13. Band seiner Werke) zuerst eine eingehende Beschreibung des Befundes bei dieser Infection. Später beschrieb Despalles eine in der Schweiz aufgetretene seuchenartige Infection mit diesem *Strongyliden. (Compte rendu de l'Ecole de Lyon 1812).* Dann folgten Beschreibungen von Gohier (*tome II* seiner Memoiren) und eine ausführlichere Arbeit von Chabert (*traité des maladies vermineuses).* Er nennt die in den *bronchien* sitzenden Würmer *„Crinons"* (Mitesser) und *Dragonneaux* (Hautwürmer). In den *Mémoires du Calvaldos et de la Manche 1830* lieferte dann ein praktischer Arzt in der Normandie, M. Vigney, eine schöne Beschreibung besonders der pathologischen Veränderungen in der Schaflunge. Bemerkenswerth erscheint, dass Götze in seiner grundlegenden Arbeit (Versuch einer Naturgeschichte der Eingeweidewürmer thierischer Körper. Blankenburg 1782) trotzdem diesen Parasiten noch nicht kennt. Er erwähnt überhaupt von Lungenwürmern nur den von ihm entdeckten, später *Ascaris nigrovenosa* benannten Wurm in *Rana temporaria* und *R. Bufo.* Dagegen schildert Rudolphi in seiner *Entozoorum Synopsis* unter der Gruppe *Strongylus* — Abtheilung C — *ore nudo* (S. 32 u. 33) den *Strongylus filaria* folgendermassen:

Strongylus mit abgestumpftem Kopf, nicht ganz gleichmässigem Körper, die *bursa* des Männchens abgeschrägt, der Schwanz des Weibchens zugespitzt. Wohnt in der Luftröhre und den Bronchien des *Ovis aries* oft äusserst zahlreich und zum Tode führend. Sick, Flormann.

An denselben Orten in *Ovis Ammon* *).

In der Historia desselben Autors findet sich eine namentlich in Bezug auf die Geschlechtstheile etwas genauere Beschreibung des Parasiten. Ich hebe folgende Stellen hervor:

In ovis arteria aspera a se repertos dedit amicissim. Sick, veterinarius celeberrimus; in ovis bronchiis a se lectos dilectissimus Flormann, Prof. Lundensis, misit . . . . . Bursa maris integra, compressa, in apicem obliquum excurrens, extus convexa, radiata, Patellam referens, filum genitale longum emittens. Cauda feminæ acuta, fere subulata, vulva ab ejusdem apice haud longe distante. Ova elliptica satis magna, minora tamen quam in specie praecedente, an immatura?

Später erschienen Veröffentlichungen von *Delafond (Recueil vétérinaire 1843), Michiels (Journal de Belgique 1845), Fischer (id. 1846), Read (Recueil 1849), Janné (Journal de Belgique 1855), Baillet (Nouveau dictionnaire de médecine vétérin. Helminthes).* Unter den neueren Autoren hat noch Koch eine nicht sehr eingehende Beschreibung dieses Wurmes in seiner Arbeit (Die Nematoden der Schaflunge) und Müller (Die Nematoden der Säugethierlungen) eine ebenfalls nur kurze Schilderung dieses Parasiten geliefert. Auch die Beschreibung von Zürn (thierische Parasiten) ist wenig genau gehalten.

Da mir nun in letzter Zeit keine grösseren Ausbrüche der Lungenwurmseuche bei Schafen bekannt geworden waren, durchsuchte ich von Zeit zu Zeit die aus anderen Gründen verworfenen Schaflungen des Schlachthauses in Mülhausen i. E. nach dem Vorhandensein des *Strongylus filaria.* Hierbei fand ich im Herbst vorigen Jahres regelmässig in den Bronchien drei bis vier geschlechtsreife Exemplare, sodass es mir möglich ist, aus eigener Anschauung folgendes Bild von dem Bau des *Strongylus filaria* zu entwerfen, das allerdings in mancher Hinsicht von dem bisher üblichen abweichen dürfte.

*) Im Urtext heisst die Stelle: ***Strongylus Filaria R. Str. capite obtuso, corpore subaequali, bursa maris integra obliqua, cauda feminis acuta, Hab. in Ovis Arietis arteria aspera et bronchis saepe copiosissimus et letiferus. Sick, Flormann. Iisdem locis in Ove Ammone.***

Strongylus filaria Rudolphi (Fig. IX) ist ein langer, relativ dünner Wurm von gelblich weisser Farbe. Die Länge des Männchens beträgt 25—50 *mm;* die des Weibchens 50—90 *mm*. Das Kopfende des Männchens ist etwas verschmälert, das hintere Ende desselben zeigt eine geringe Zunahme in der Dicke. Die *Cutis* ist nur von mässiger Stärke und quergerunzelt. Beim Weibchen zeigt dieselbe eine leichte kuppelartige Verdickung am Schwanzende. Die *Subcuticula* wuchert in 4 Längslinien in den Hautmuskelschlauch hinein und nimmt an diesen Stellen das Wassergefässsystem mit seinen Verzweigungen und den *nervus dorsalis* und *nervus ventralis* auf. In den Seitenlinien liegt das Wassergefässsystem, welches 2 geschlängelte Kanäle bildet, die sich ca. 4 *mm* vom Mundende vereinigen und mit einer gemeinschaftlichen Oeffnung an der Bauchseite münden. Dicht dahinter liegen 2 ca. 5 *mm* lange sackartige Gebilde, welche mit der *Subcuticula* in Zusammenhang stehen. Koch erwähnt in seiner Arbeit diese Gebilde überhaupt nicht, auch Müller scheint sie nicht zu kennen; dagegen werden sie von Baillet in seinem schönen Artikel *Helminthes (Dictionnaire nouveau)* als zwei Speicheldrüsen angesprochen, welche mit zwei Ausführungsgängen in den Mund münden sollen. Ich habe mich von diesem Verhalten nicht überzeugen können, glaube vielmehr, dass diese Gebilde weder mit dem Darmtractus, noch mit dem Wassergefässsystem etwas zu thun haben und fasse sie als einfache Anhänge der *Subcuticula* auf. (Fig. X).

In den Medianlinien liegen die Körpernerven. Der unter der *Subcuticula* liegende Hautmuskelschlauch besteht aus 4 Längsfeldern, wovon jedes aus mehreren Zellen besteht. Die eigentliche contractile Masse derselben liegt an der inneren, der Körpermitte zugewendeten Seite als Fibrillen ausgeschieden und entsendet an der Mundöffnung Fortsätze, die zum Schlunde gehen und denselben erweitern. Der Mund ist rund, unbewaffnet. Der *oesophagus* ist lang und schmal, schwillt vor dem Uebergang in den Darm etwas an. Derselbe reicht in den ihn umfassenden Darm mit einem glockenförmigen Fortsatz hinein. Der Darm verläuft fast gestreckt durch den ganzen Körper und ist oft etwas gefleckt. Die Wandung desselben besteht aus polyedrischen, ungleich grossen Zellen mit verschieden geformten Kernen. Er endet beim Weibchen dicht vor

dem Schwanzende, beim Männchen, wo er noch das *vas deferens* aufnimmt, innerhalb der *bursa*.

Der Hoden ist einfach, entspringt in der Gegend des *oesophagus* und geht in das *vas deferens* über, welches in den Endtheil des Darmes von der Bauchseite her mündet.

Die *Spicula* sind von gelblich brauner Farbe, ca. 0,5 *mm* lang, und sind ähnlich einer Halbsonde gebaut. Jedoch sind die Wände dieser Sonde siebartig durchlöchert. In der Mitte zeigen dieselben breite, seitliche Flügelfortsätze und werden am Ende wieder solid. Sie enden mit abgestumpfter Spitze und sind von einer zarten bindegewebigen Tasche umgeben. Die *bursa* ist ziemlich klein. Die Rippen derselben bestehen aus:

1) einer langen Hinterrippe, die am Ende zwei seichte Einkerbungen zeigt;
2) einer hinteren Aussenrippe, welche sehr dünn ist;
3) zwei nur an der Spitze getrennten Mittelrippen;
4) einer dünnen vorderen Aussenrippe;
5) zwei deutlich getrennten Vorderrippen.

Der weibliche Geschlechtskanal besteht aus zwei Röhren, die überall von Zellen eingefasst sind. Die eine derselben entspringt über, die andere unterhalb der *vulva*, beide gehen dann in verschiedener Richtung auseinander und bilden eine Schlinge. Die erstere geht nach vorn, um bis oberhalb der *vulva* herabzusteigen, die zweite geht nach hinten, um wieder bis zu der Geschlechtsöffnung heraufzusteigen. Beide vereinigen sich dann zu einer ovoiden Tasche, der *vagina*.

In den Tuben trägt das einschichtige kubische Epithel feine nach dem Uterus zu gerichtete (vielleicht flimmernde) Borsten. Auch das Epithel der *vagina* zeigt einen Zottenbesatz und ist ebenfalls einschichtig. Im Uterus finden sich Eier in den verschiedenen Stadien der Furchung, zum Theil bereits entwickelte Embryonen. Dieselben werden auch in diesen verschiedenen Entwickelungsstadien ausgestossen, sodass der Wurm nicht als ovipar, sondern als oovivipar zu bezeichnen ist. Die *vulva*, deren Sitz nach Rudolphi nicht weit von der Schwanzspitze entfernt sein soll, befindet sich in Wirklichkeit etwas hinter der Körpermitte. Das Nervensystem besteht aus einem um den *Oesophagus* gelegenen Schlundring. Ob

sich von hier aus, wie bei den grösseren Nematoden Kopfnerven abzweigen, konnte ich nicht sicher feststellen, dagegen zeigen sich in den Medianlinien der Rücken und Bauchnerv deutlich ausgeprägt.

Am Schlundringe, in der Gegend der *vulva*, im letzten Drittel des Darmes, in der Nähe des Afters zeigen sich ein bis mehrere Ganglienzellen. Die grösste Mehrzahl derselben ist bipolar.

Die Form der Eier ist ein regelmässiges Oval, sie sind 0,1 *mm* lang und 0,06 *mm* breit, mit einer zarten Haut versehen. Die Embryonen zeigen ganz die Körperform des entwickelten Thieres, jedoch ohne Geschlechtsorgane und laufen in eine feine Spitze aus. (Fig. IX).

Der Aufenthaltsort von *Strongylus filaria* ist nicht das eigentliche Lungengewebe, sondern die Luftröhre und die grösseren Bronchien der Schaflunge. Höchstens einzelne Embryonen verirren sich bis in die *infundibuli*. Durch die ausserordentlich grosse Zahl, in der diese Parasiten in der Lunge öfter vorkommen, führen sie zur Entzündung der Bronchien und secundär des Lungengewebes. Zuweilen werden ganze Herden von diesen Schmarotzern vernichtet und ist die «Lungenwurmseuche» *(Husk or Hoose-Paper-Skin)* als eine der verheerendsten Schafkrankheiten seit lange gefürchtet.

Ueber die weiteren Schicksale der Embryonen nach dem Verlassen der Lungen und über die Art der Infection bestehen zur Zeit Ansichten, denen ich mich aus den unten entwickelten Gründen nicht anschliessen kann. Man behauptet nämlich allgemein, dass der Embryo nach dem Verlassen der Schaflunge zur freien *Rhabditis* werde und sich eventuell sogar als solche fortpflanze.

Es ist nun Thatsache, dass die Krankheit nur im Herbst auftritt. Auf Grund der festgestellten Befunde an den kranken Lungen lässt sich leicht beweisen, dass die Aufnahme der Wurmbrut im Frühjahr erfolgt sein muss. Folglich muss die Entwickelung der ausgehusteten Embryonen bis zum infectionsfähigen *Strongylus* während der Wintermonate erfolgen, ein Umstand, der nicht für das Vorhandensein einer frei lebenden Rhabditisform spricht. Andererseits ist eine directe Uebertragung von Schaf auf Schaf ausgeschlossen, da bei Fütterungsversuchen, mit Eiern und lebenden Embryonen des *Strongylus filaria* an gesunden Schafen angestellt,

die Parasiten stets zu Grunde gehen. Es dürfte also ähnlich wie bei *Cucullanus elegans*, im Darm des Barsches, eine parasitisch in kleineren Thieren lebende Zwischenform anzunehmen sein.

Dazu kommt noch ein weiterer positiver Grund, der das Vorhandensein einer freilebenden Generation geradezu unerklärlich macht. Prof. Ercolani behauptet zwar, dass die Embryonen dieses Parasiten in feuchter Erde zum weiteren Wachsthum gelangen sollten; es ist dies aber bisher noch keinem anderen Forscher gelungen und Baillet erwähnt in seiner oben angeführten Arbeit ausdrücklich, dass es ihm zwar gelungen sei, lebende Embryonen in verfaulten Mutterthieren und in feuchter Erde noch 2—3 Monate lang zu finden, dass dieselben sich aber keineswegs verändert hätten. Auch ich habe bei in dieser Hinsicht angestellten Versuchen 4 Wochen nach dem Beginn des Aussetzens der Embryonen dieselben nicht im Geringsten vergrössert gefunden, im Gegentheil, die meisten derselben waren schon abgestorben. Letzterer Umstand dürfte die kräftigste Stütze für meine oben ausgesprochene Ansicht sein.

Strongylus paradoxus Mehlis.

Der als *Strongylus paradoxus Mehlis* bekannte Nematode soll ebenfalls in der Schaflunge vorkommen; jedoch muss ich bemerken, dass es mir bisher noch nicht gelungen ist, diesen Wurm beim Schafe zu finden, dagegen sah ich ihn sehr häufig in den Lungen namentlich norddeutscher Schweine.

Die Angabe, dass dieser Parasit in der Schaflunge vorkomme, ist von Koch gemacht. Seitdem ist der Wurm noch nicht wieder beim Schafe gesehen worden, trotzdem der Bau desselben so eigenthümlich ist, dass eine Verwechslung mit andern *Strongyliden* ganz ausgeschlossen erscheint. Auch in der Beschreibung, welche Rudolphi als erster nach zwei ihm von Bremser zugeschickten Exemplaren anfertigte, nennt er schon den in Rede stehenden Parasiten: *Strongylus suis*. Er schreibt in der *Mantissa Entozoologiae* der Synopsis unter „*Species dubiae*“ der Gattung *Strongylus*. S. 266.

Duo specimina in Suis bronchis inventa, Bremserus misit feminea; mascula ipse non vidit.

Alterum illorum duodecim alterum quindecim lineas longitudine aequant. Caput rotundatum continuum Cauda depressa obtusa cum acumine.

Es ist gemäss der Angabe der abgestumpften Schwanzspitze und der Thatsache, dass beim Schwein bisher nur eine Species von Lungenschmarotzern gefunden wurde, unzweifelhaft, dass es sich um *Strongylus paradoxus Mehlis* handelt.

In der Revision der Nematoden (Sitzungsbericht der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, 42. Band, Sitzung vom 6. Dezember 1860) führte Diesing neben *Strongylus paradoxus* noch einen in dem Lungenparenchym des Menschen gefundenen Nematoden — *Strongylus longevaginatus* — als besondere Species an. Er vereinigt beide jedoch schon zu einer Gruppe, als deren Kennzeichen er *„bursa maris biloba“* anführt. Auf Grund der Beschreibung jedoch, welche Diesing im Syst. Helm. II 317 zu dem *Strongylus longevaginatus* giebt, kann ich mich nur den neueren Forschern anschliessen, welche beide Species zu einer unter dem Namen *Strongylus paradoxus* vereinigen. Als Sitz dieses Parasiten giebt Diesing ebenfalls nur die Bronchien von *Sus scropha* an.

Auch in Amerika kommt der *Strongylus paradoxus* nicht in der Schaflunge vor. In dem sehr lesenswerthen Specialwerke *„the animal Parasites of sheep“* sagen die Verfasser *„the third species, which has been reported as infesting sheep in Europe, is the hog lung worm, Str. paradoxus, an abundant species occurring in the lungs of swine in this country and which it hasnever been credited as having been found in our sheep it is to be looked for“*. Ich will desshalb diesen Wurm auch nur kurz schildern, wobei ich mich allerdings an die Befunde in Schweinelungen halten muss.

Der Mund ist mit 6 Lippen bewaffnet, von denen die zwei lateralen grösser sind, als die anderen. Der *oesophagus* ist dünn und zeigt kaum einen *bulbus*. Der dünne Körper ist nach vorn und hinten etwas verschmälert. Das Männchen ist 16—20 *mm* lang, das Weibchen misst 30—40 *mm*. Die *Cuticula* ist längs gestrichelt und quer geringelt. Das Wassergefässsystem mündet auf der ventralen Seite in der Mitte des *oesophagus* nach aussen. Der Darm ist dunkel pigmentirt. Die zwei *uteri* vereinigen sich zu einer

innen *vagina*, welche von einer sehr charakteristischen Schwanzblase umhüllt, in einer Pupille nahe der Schwanzspitze mündet.

Die männliche *bursa* zeigt zwei Lappen und folgende Form der Rippen:

1) Kleine in zwei Spitzen endigende Hinterrippen;
2) Kleine hintere Aussenrippe;
3) Mittelrippe und
4) vordere Aussenrippe gemeinsam entspringend;
5) Vorderrippen, sehr gross und kräftig.

Die *Spicula* sind auffallend lang und dünn. Sie reichen weit über die *bursa* hinaus und endigen mit zwei feinen Haken.

Die Eier sind im Gegensatz zu anderen Strongyliden-Eiern von runder Form. Im Ende des *uterus* finden sich auch ausgebildete Embryonen. Diese zeigen eine ganz typische knopfförmige Auftreibung am hinteren Körperende.

3. *Pseudalius-ovis pulmonalis Koch.*

Syn. Strongylus bronchialis Harley,
Nematoideum ovis Rud.,
Str. rufescens Leukart.

Wie aus der Ueberschrift dieses Kapitels hervorgeht, fasse ich die vier oben genannten Parasiten als identisch miteinander auf.

Zum Beweise dessen muss ich zunächst eine kurze Darstellung der von den verschiedenen Autoren gegebenen Schilderungen geben. Da dieselben in verschiedenen Hinsichten Ungenauigkeiten enthalten, füge ich sodann eine eingehende auf Grund eigener Forschungen angefertigte Schilderung des in Rede stehenden Parasiten bei.

Schon im Jahre 1849 beschrieben Georg Padley und Johann, Gray Sandic Dr. med. zu Liverpool in den *Annals and Magazine of natural history (vol. II, second serie, No. 20, p. 102)* einen Wurm, den sie in Knötchen der Schafslunge gelegentlich gefunden hatten. Aus ihrer Schilderung hebe ich folgendes hervor:

Als sie ihre erste Beobachtung anstellten, war jedes Thierchen in einer durchsichtigen Haut eingeschlossen, welche bei späterer Prüfung als die Hülle eines Eies erkannt wurde. Später fanden sie viele Würmchen, die aus dieser Hülle geschlüpft waren und

dann frei in der Substanz lagen. Einige hatten die S-Form, während andere verwickelter zusammengerollt waren. Wenn sie einen kleinen Theil aus den Knötchen abschabten und ihn mit Wasser vermischt zwischen zwei Glasplättchen brachten, traten die Thiere deutlicher hervor und ihre Lage in der durchsichtigen Hülle zeigte sich bestimmter. Wiederholt sahen die Forscher das Thier sich aus der Haut befreien, in der es eingekapselt war; dieses wurde bewerkstelligt durch Annäherung des Kopfes und Schwanzes, die dann wieder entfernt und gegen die Wandung des Sackes geschnellt wurden, der zuvor gestreckt (verlängert) worden war, und zwar mit solcher Gewalt, dass er zerriss und so das Thier in Freiheit setzte. In seinen Bewegungen, die wurmartig waren, zeigte das Thier beträchtliche Thätigkeit. Während es in der Ruhe gestreckt lag, zeigte der Kopf eine konische Form, und an der Schwanzspitze erschien ein kleiner gekrümmter, biegsamer, fadenförmiger Anhang, der sehr charakteristisch war. Da die Deckhaut (*integument*) durchsichtig war, so konnte der Ernährungskanal deutlich verfolgt werden; er fing schmal beim Kopfe an, erweiterte sich etwas und endete nahe am Schwanze. In einigen war dieser Kanal leer, und die Wandung der Röhre deutlich begrenzt; bei anderen fand sich darin eine körnige Masse, die im Ansehen der sie umgebenden Substanz glich; bei einigen Fällen so sehr, dass die körnige Masse das Innere des Thieres vollkommen ausfüllte.

Die Beschreibung schliesst mit den Worten: «Diese Entozoen «gleichen der *Trichina spiralis*, die man im Muskelgewebe häufiger «als irgend einen anderen uns bekannten Schmarotzer findet. Dieses «ist unseres Wissens das erste Beispiel von einem in der Lunge «gefundenen Entozoen. Die *Filaria bronchialis* hat ihren Sitz in «der Luftröhre und ist überdies über einen Zoll lang.»

«Wir hatten ebenso Gelegenheit, die *Ova* dieser Thiere zu «untersuchen, und sie in mehreren Stadien der Entwickelung zu «beobachten. Einige enthielten eine einfache, ovale, körnige Masse: «in anderen schien sich diese zusammenzuziehen in Stadien erster «und zweiter Furchung. Bei einigen war eine deutliche Furchung «zu erkennen; andere zeigten eine maulbeerartige Masse, ähnlich «der, die man in den *ova* anderer Thiere findet. Verschiedene «Stufen der fortschreitenden Bildung wurden beobachtet von der

«Furchung an bis hinauf zur Vollendung des vollkommenen Thieres, «das in seiner undurchbrochenen Hülle zusammengerollt ruht.»

Aus dieser Beschreibung geht hervor, dass die Autoren es mit Embryonen des später als *Pseudalius-ovis pulmonalis* bezeichneten Wurmes zu thun hatten, während sie die Mutterthiere nicht gesehen resp. nicht gefunden hatten. Während so Padley und Sandic die ersten waren, welche eine eingehende Beschreibung der Embryonen des *Pseudalius* geben konnten, möchte ich nicht unerwähnt lassen, dass sich viel früher schon eine Notiz bei Rudolphi findet, aus der hervorzugehen scheint, dass dieser den *Pseudalius* selbst, wenn auch nur oberflächlich gesehen hat. Er schreibt in seiner *Synopsis* unter dem Titel: *Entozoa vel generis dubii vel fictitia* S. 186:

13) *Ovis* +.

Entozoor. histor. 2 p. 265 n. 5.

***Nematoideum** in Ove repertum, habiticulo ulterius non indicato.*

Die betreffende Stelle heisst in der *Historia* unter *Vermes generis dubii:*

5) *Vermis teres, aequalis, utrinque obtusus sex sive septempollicaris, spiraliter contortus, ovariis prolapsus, in aquo sex septimanas repertus, per sex horas in tepida vivus. An Strongylus forsan in Bronchiis repertus?*

Da Rudolphi den *Strongylus filaria* und *Strongylus suis* kannte, scheint es, als ob er es in der That mit Exemplaren von *Pseudalius* zu thun hatte.

Später beschrieben Dr. Georg Harley und Prof. Brown in den „*Histological Demonstrations*“ (Longmanns 1866, 1. Aufl., p. 242) als ***Strongylus bronchialis*** einen Wurm in den Bronchien des Menschen und fügen hinzu:

«In den Lungen der Schafe wird häufig eine Abart dieses Wurmes gefunden und nimmt daselbst kleine tuberkelartig aussehende Flecken ein, welche häufig für Tuberkel gehalten werden, von denen jedoch die Lunge der Schafe vollständig frei zu sein scheint. Die jungen Parasiten wandern in die kleinsten Verzweigungen der Bronchien aus und verursachen dort beträchtliche Störungen.»

Während der folgenden drei *Lustra* geriethen diese Beobach-

tungen bei den Helminthologen und Thierärzten vollständig in Vergessenheit und erregte es einiges Aufsehen, als Utz-Villingen in den badischen thierärztlichen Mittheilungen 1886, S. 33—35, die Mittheilung machte, er habe in dem Lungengewebe der Schafe einen Fadenwurm gesehen, der nicht mit *Strongylus filaria* identisch sei, ohne demselben jedoch eine bestimmte zoologische Stellung zuzuweisen. Durch die kurz darauf von Lydtin angestellten Untersuchungen, die er in einer schönen, mit instructiven Abbildungen versehenen Arbeit in derselben Zeitschrift (S. 69—74) niedergelegt hat, wurde der Wurm in seiner äusseren Körperform besser bekannt, jedoch fehlte es Lydtin an genügendem Material, um den Parasiten entschieden benennen zu können.

Eine geradezu klassische Arbeit über die Nematoden der Schaflunge, speziell über ***Pseudalius ovis pulmonalis*** veröffentlichte dann Alois Koch in der Revue für Thierheilkunde. (VI. Band, 1883, p. 17 ff.).

Als eine besondere Art beschrieb Leukart (Entwickelungsgeschichte der Nematoden im Archiv des Vereins für gemeinschaftliche Arbeiten zur Förderung der wissenschaftlichen Heilkunde von J. Vogel und Beneke, Leipzig 1865, p. 200) und später Prof. Ed. Bugnion im *Compte rendu de la réunion de la Société helvétique des sciences naturelles à Andermatt 1875* (*Sur la Pneumonie des animaux domestiques*) einen Fadenwurm und nannte Leukart denselben ***Strongylus rufescens.*** Nach den Angaben Leukarts zeigt dieser Parasit folgende Merkmale: Unbewaffneter, mit drei kleinen Lippen umstellter Kopf, kurzer *oesophagus,* dünn, das Weibchen von fast Spannenlänge, das Männchen kürzer. Die *vulva* dicht vor dem After; im *uterus* wenige Eier in Furchung. Die *bursa* des Männchens mit kurzen, plumpen Rippen und zwei Läppchen, zwei ziemlich lange, plumpe und bogenförmig geränderte *spicula.* Charakteristisch ist der rothbraune Nahrungsschlauch, welcher durch den Leib des Thieres durchscheint, woher auch dessen Name kommt.

Die Eier werden nach der Furchung abgelegt, noch bevor der Embryo entwickelt ist; die Embryonen durchbrechen aber noch während des Aufenthaltes in der Lunge ihre zarte Umhüllung.

Man findet dieselben in mit freien Embryonen untermischten, scharf begrenzten Entzündungsherden bis zur Grösse eines halben Zolles.

Schon A. Koch fiel es auf, dass dieser Wurm mit dem von ihm *Pseudalius ovis pulmonalis* benannten, eine auffallende Aehnlichkeit besitze. Es gelang ihm auch, einige Exemplare selbst zu untersuchen, und stimmt die Beschreibung, welche er von denselben giebt, vollständig mit der Leukart's überein, nur ist sie etwas eingehender gehalten und bringt auch genaue Zahlenangaben über die Grösse des Thieres und seiner Organe. Er gelangt schliesslich zu dem Schluss, dass *Strongylus rufescens ovipar* sei und eine deutliche *bursa* beim Männchen besitze, während *Pseudalius vivipar* sei und die *bursa* dem Männchen fehle. Ferner seien bei *Pseudalius* die zwei *spicula* am Kopfende getrennt, während sie bei *Strongylus rufescens* sich vereinigen.

Den von ihm gefundenen geringen Differenzen in den Grössenverhältnissen legt er selbst keine Bedeutung bei, und in der That, wer einmal gesehen hat, welche verschiedene Grösse die in ein und derselben Lunge schmarotzenden Strongyliden einer Species zeigen, wird ihm hierbei gerne beistimmen. Trotz der oben angeführten Unterschiede war die Uebereinstimmung beider Arten so gross, namentlich die Form der Embryonen eine so absolut gleiche, dass Koch nicht umhin konnte, die Vermuthung auszusprechen, man habe es doch wohl mit einer einzigen Species zu thun, die nur durch verschiedenen Aufenthaltsort sich etwas modifizirt habe.

In den Lungen der hiesigen Schafe nun beobachtete ich das ganze Jahr hindurch — ich hebe dies hervor, da man der Angabe begegnet, dass dieser Fund nur zu gewissen Jahreszeiten zu machen sei — neben *Strongylus filaria* einen kleinen, rothbraun gefärbten, fadenförmigen Wurm. Dieser Befund ist am hiesigen Schlachthofe so häufig, dass eine nichtbefallene Lunge geradezu als Seltenheit anzusehen ist und bei der Fleischbeschau regelmässig die ganzen Schaflungen entfernt werden müssen. Dabei zeigte sich die Menge der Parasiten ganz unabhängig von dem Ernährungszustande — die feistesten Hämmel zeigten sich ebenso befallen, wie das magerste Vieh.

Die betreffenden Schafe stammen fast alle aus Baden und Württemberg. Dagegen findet sich bei den in Basel geschlachteten

zum Theil italienischen zum Theil norddeutschen Schafen fast nie die in Rede stehende Infection. Auch in Berlin wird dieselbe nur äusserst selten beobachtet.

Die Würmer befanden sich nun an zwei verschiedenen Stellen der Lunge. Einmal fanden sich unter der *Pleura* kleine, etwas über stecknadelkopfgrosse Knötchen, in denen der dunkelgefärbte Wurm durch die unveränderte *Pleura* hindurchschimmerte. Aus diesen Knötchen liess sich durch Anschneiden der *Pleura* und leichten Druck bei einiger Uebung der unten näher beschriebene Wurm *in toto* herausdrücken und zwar fanden sich auf je ein männliches drei weibliche Exemplare. Die Weibchen enthielten stets reife Eier, dagegen niemals lebende Embryonen, sondern entwickelten sich letztere erst bei Befeuchtung mit physiologischer Kochsalzlösung unter dem Mikroscop.

Sodann fanden sich weisse, keilförmige, bis zur *Pleura* sich erstreckende Heerde im *Parenchym* der Lunge. Dieselben zeigen auf dem Durchschnitt eine milchweisse Farbe und lässt sich bei leichtem Druck oder durch Ueberstreifen mit dem Messerrücken eine trübe Flüssigkeit aus denselben gewinnen, in welcher sich zahlreiche Embryonen befinden.

In der Substanz der Knoten, die oft bis Wallnussgrösse erreichen, findet sich ein weibliches, rothbraun gefärbtes Exemplar eines dünnen Wurmes, das sich aber nur stückweise herausziehen lässt und leicht abbricht.

Daneben findet sich in demselben Knoten oft noch ein männliches Exemplar, sodass also Männchen, Weibchen und Embryonen zusammenliegen. In beiden Arten von Knötchen nun zeigt sich der Wurm vollständig identisch und von folgender Beschaffenheit:

Das Thier ist von drehrundem Körper und rothbrauner Farbe, ca. 3 *cm* lang, aber nur $^1/_2$ *mm* dick und liegt in vielfachen Schlängelungen, rollt sich aber unter dem Deckglas nach Zusatz von Kochsalzlösung meist ziemlich gut auf. Schon so lassen sich die gröberen anatomischen Einrichtungen gut studieren, für feinere Beobachtung ist aber einige Präparation nöthig. Für das Studium der Geschlechtsorgane empfehle ich, ungefärbte und gefärbte Thiere in Glycerin zu betrachten; bei jeder anderen Präparation pflegen diese subtilen Organe so zu schrumpfen, dass nur Zerrbilder ent-

stehen. Besonders die *bursa* ist so zart gebaut, dass eine Darstellung derselben auf andere Weise mir bisher noch nicht gelungen ist. Dieselbe pflegt schon nach wenigen Minuten anzufangen sich durch Imbibition zu vergrössern und endlich zu zerreissen. Auch in der beigefügten Zeichnung (Fig. II) erscheint dieselbe schon relativ zu gross, lässt aber gerade in diesem Zustande die Rippen und deren Lage am besten erkennen. Für andere Zwecke besteht das von mir geübte Verfahren meist darin, dass ich in Sublimatlösung härte, dann nach gehöriger Entwässerung in Alkohol übertrage und die so aufbewahrten Exemplare je nach Bedarf in *Boraxcarmin* färbe. Evtl. kann man auch *Haematoxylin* benutzen, die andern Farben pflegen keine klaren Bilder zu geben.

Bei der Anfertigung von Querschnitten ist man wegen der Kleinheit des Objectes allerdings ganz dem Zufall in die Hände gegeben; es ist dies aber deshalb von geringerer Bedeutung, weil sich der Bau der Eingeweide am ganzen gefärbten Thier mit einiger Geduld studieren lässt und Querschnitte fast nur für das Verständniss der Körpermuskulatur erforderlich sind. Die Schnitte fertige ich in der Weise an, dass ich einen angewärmten Objectträger mit Glycerin überziehe, etwas flüssiges Paraffin übergiesse, den mit Xylol durchtränkten Wurm hineinlege, flink mit Paraffin bedecke und erkalten lasse.

Dann nehme ich die Masse vom Objectträger und schneide mir einen Block, den ich auf den Microtom-Kork klebe und fertige feine Schnitte, die ich dann eventl. serienweis — nach Entfernung des Paraffins durch Xylol und Eindeckung in Canadabalsam — prüfen kann.

Der Wurm besteht aus zwei ineinandersteckenden Röhren, deren äussere den Leibesschlauch, deren innere den Darmkanal bildet. Zwischen beiden liegen die Geschlechtstheile und ein feines schwammiges Netzwerk. Der Leibesschlauch besteht aus einer relativ dicken, äusseren Haut und der Muskelschicht. Erstere ist eine 0,01 *mm* dicke, glashelle homogene Membran, die keine Trennung in *Cutis* und *Subcutis* zeigt und wird von zahlreichen Querringen überzogen. Diese Haut entspricht in ihrem histologischen Verhalten ganz der *Subcutis* der grösseren Nematoden und dürfte sich die Reduction der eigentlichen *Cutis* aus demselben Grunde erklären,

wie die geringe Ausbildung des *stratum corneum* bei den Fischen — aus dem Mangel äusserer Reize. Die Muskelschicht besteht aus 8 Reihen hintereinander liegender Zellen, die vielfache Ausläufer in das Körperinnere senden. *Meromyarier* nach Schneider (Fig. IV). Am Anfangstheil des Schlundes gehen einige feine Fasern von der Körpermuskulatur an den Mundring. Dieselben scheinen zur Erweiterung der Mundöffnung zu dienen.

Das Wassergefässsystem bildet zwei in den Seitenlinien verlaufende, sehr feine Gefässe. Dieselben machen vielfache Schlängelungen; es ist mir aber bis jetzt nicht gelungen, sie bis zu ihrer Mündung zu verfolgen. Jedenfalls liegt dieselbe nicht wie bei den anderen Nematoden des Schafes in der Gegend des Schlundes. Auch vom Nervensystem gelang es mir erst nach vielen vergeblichen Bemühungen einen Schlundring und einen *nervus dorsalis* zu finden, an dessen Ursprung sich mehrere relativ grosse bi- und tripolare Ganglionzellen bemerklich machten.

Das Darmrohr zerfällt in den *oesophagus* und den eigentlichen Darm. Am Munde befinden sich vier kleine Lippen. Der *oesophagus* schwillt an seinem hinteren Ende kegelförmig an, um dann plötzlich in den engen Darm überzugehen. (Fig. I). Letzterer zeigt die an dem Thiere schon makroskopisch auffallende, rothbraune Farbe und besteht aus einer grossen Anzahl polyedrischer Zellen mit je 1 bis 2 grossen Kernen. Der Darm mündet beim Weibchen unmittelbar vor der *bursa*-ähnlichen Ausbuchtung der *Cuticula*. ca. 0,04 *mm*, vor der Schwantzspitze. Beim Männchen mündet er unmittelbar vor der *bursa*, nachdem er sich vorher stark verengt und den Samenleiter aufgenommen hat. (Fig. II und III).

Im Gegensatz zu den vorhandenen zwei *uteri* bildet die männliche Geschlechtsröhre nur einen einfachen Schlauch. Dieselbe zerfällt in drei Abschnitte: Hoden, *ductus ejaculatorius* und *spicula*. Erstere zwei sind von einer homogenen Membran umhüllt, an deren innerer Fläche bei dem Hoden eine feinkörnige Masse sitzt, während der *ductus ejaculatorius* (Fig. VI^{b}) von einem deutlich kubischen Epithel ausgekleidet wird, welches ein relativ enges Lumen freilässt.

Es sind zwei *Spicula* vorhanden (Fig. VII). Dieselben bestehen aus einer hinteren, hakenförmig gebogenen Abtheilung, die

bis zum Anfang der Rippen der *bursa* reicht und einem vorderen, in einer Tasche liegenden Abschnitt. Letzterer zeigt einen ganz eigenthümlichen Bau. Es ist je ein schmaler Stab, der ungefähr in der Mitte seiner Länge eine Einknickung zeigt. Am caudalen Ende gabelt sich derselbe in zwei Aeste, einen äusseren relativ dickeren und einen inneren feineren Ast, der convergierend zu dem des anderen *Spiculum* verläuft, ohne ihn jedoch zu erreichen. Am oralen Ende zeigt dieser Stab eine geringe knopfförmige Auftreibung. *Dorsal* ist derselbe mit dicht nebeneinander stehenden feinen Borsten besetzt, sodass das ganze Gebilde einem Kamme nicht unähnlich erscheint. Jedes dieser Börstchen zeigt an seinem Ende eine minimale knopfförmige Auftreibung. Der am caudalen Ende gelegene feinere Ast ist auf seiner ganzen Circumferenz mit feinen Borsten besetzt, sodass er das Aussehen einer Gläserbürste erhält.

Umgeben sind diese vorderen Abschnitte der *Spicula* durch je eine geräumige, structurlose Spiculartasche. Die rechtsseitige und linksseitige Tasche werden durch zwei feine Röhren an ihrem hinteren Abschnitte miteinander verbunden. Weder die hinteren, noch die mit ihnen durch einen feinen Strang verbundenen vorderen Abschnitte vereinigen sich untereinander, doch täuscht eine geringe Drehung des Hintertheils an trockenen Präparaten oft eine gabelförmige Vereinigung vor — an frischen Präparaten ist dieser Irrthum leicht zu vermeiden, es genügt ein kleiner Druck auf das Deckglas, um jede Illusion zu zerstören. Wie sich an frischen Präparaten sehr gut sehen lässt, ist eine vollständig ausgebildete *bursa* vorhanden, über welche die *Spicula* nicht hinwegreichen. An derselben beobachtet man die für die Strongyliden typischen Rippen. Es lassen sich hier unterscheiden (Fig. II):

1) zwei Hinterrippen, welche dicht an dem Rande der *bursa* endigen. Die eine derselben pflegt am Ende meist eine knopfförmige Auftreibung zu zeigen;
2) eine hintere Aussenrippe, die, wie bei allen Strongyliden etwas entfernt vom Rande endigt und fast vom Grunde an gespalten ist;
3) zwei dicht am Rande endigende, sehr dünne Mittelrippen;

4) eine vordere Aussenrippe, die etwas entfernt vom Rande endigt;
5) zwei nahe dem Rande endigende Vorderrippen.

Innerhalb der männlichen Geschlechtsröhre sitzen bei den in den grösseren Lungenknötchen schmarotzenden Männchen eine Unmenge von Samenkörperchen. Die an der Oberfläche der Lunge lebenden Exemplare scheinen noch nicht copulationsfähig zu sein, wenigstens habe ich hier nie Samenkörperchen gefunden. Letztere sind ausserordentlich klein und bestehen aus einer runden körnigen Scheibe und einer darauf sitzenden hellen Erhebung. Aktive Bewegungen der Samenkörperchen habe ich nicht beobachten können.

Der weibliche Geschlechtskanal besteht aus *vulva, vagina, uterus, tuba* und *ovarium*. Die *vulva* befindet sich dicht vor dem After in einer sackähnlichen Ausbuchtung der *cuticula* und ist nur schwer sichtbar, am besten noch bei frischen Präparaten zu finden. Gestützt wird diese Ausbuchtung, welche in ihrer Construction dem *sinus valsalvae* des Säugethierherzens sehr ähnelt, durch zwei braun gefärbte, stäbchenartige Gebilde, die oberhalb der *vulva* entspringen und bis an den Rand der Hauptduplikatur reichen. (Fig. III).

Die *vagina* geht nach einigen Schlängelungen in den sich an ihrer Mündung theilenden *uterus* über, sodass die Gestalt eines ⊤ entsteht. Die Construction der *vagina* und *vulva* habe ich bei der Feinheit der Präparate nicht feststellen können. Dagegen zeigt der doppelt vorhandene *uterus* einen deutlich zelligen Bau der Wandung. Es legt sich eine einfache Schicht unregelmässig geformter Zellen um das Lumen.

Gegen den *oviduct* zu werden diese Zellen regelmässiger und bestehen im Eileiter selbst aus regelmässigen Polyaedern, die sich mit der Breitseite nebeneinander legen und mit den Spitzen ineinandergreifen. (Fig. V).

Die Eileiter reichen, indem sie geschlängelt um den Darm herum verlaufen, bis zu dem Anfangstheil des Darmes, wo sie in die kurzen, blind endigenden Ovarien übergehen. Der Bau der Ovarien selbst ist nicht genau festzustellen. Die Wand derselben erscheint völlig homogen. In ihrem Anfangstheil sind die Geschlechtswege des Weibchens mit einer grossen Menge regellos nebeneinander liegender Dotterkügelchen vollkommen angefüllt. Im *uterus*

gruppirt sich der Dotter so, dass eine gewisse Anzahl von Kügelchen ein abgesetztes Ganzes bildet. Diese Dottergruppe ist zuerst quer gelagert und zeigt eine nahezu rechteckige Form. Diese macht allmälig einer mehr querovalen Platz, um endlich im unteren Theile des *uterus* — unter Bildung zahlreicher Uebergangsformen — in die definitive längsovale Form überzugehen.

Im ganzen Lumen der Geschlechtswege sind die Eier nur einzeln hintereinander gelagert — gewissermassen im Gänsemarsch — aufmarschirt. (Fig. VI[a]). Nunmehr sondert sich der Dotter am Rande des Eies und lässt einen hellen, kreisförmigen Fleck in der Mitte frei, das Keimbläschen.

Nachdem so das Primordial-Ei fertig gebildet ist, erfolgt die Ausstossung der Richtungskörperchen und scheint das Keimbläschen zu schwinden. Bis jetzt zeigt das Ei immer noch keine eigentliche Umhüllung, sondern tritt diese erst nach erfolgter Befruchtung auf. Die fingerhutförmigen, unbeweglichen Samenkörperchen lagern in grosser Anzahl an einem Pole des Eies. Die Befruchtung erfolgt nun durch Verschmelzung eines Samenkörperchens mit dem noch hüllenlosen, aber schon oval geformten Ei. Jetzt folgt die totale Furchung und die Bildung der Morula.

Nunmehr bilden sich durch *Gastrulation* zwei Keimblätter aus (*Entoderm* und *Ectoderm*). In diesem Stadium pflegen die Eier von dem Mutterthier ausgestossen zu werden.

Das *Ectoderm* führt sodann durch weiteres Wachsthum zu einer Aufrollung des *Embryo* in seiner engen Hülle. Indem es sich gegen das Körperinnere zu umschlägt, bildet es den *Pharynx*, besser den Vorderdarm. Mundöffnung und Schlundkopf sind also schon sehr früh angelegt, dagegen erscheint das *Entoderm* immer noch als eine gleichmässige Zellschicht im Inneren des *Embryo*. Die Ausbildung einer Afteröffnung erfolgt erst später, jedenfalls nicht mehr innerhalb der Lunge resp. der Bronchien. Dagegen bildet sich aus dem *Ectoderm* an der Schwanzspitze schon frühzeitig ein fadenförmiger Anhang, eine kräftige Geissel aus, welche dem *Embryo* eine ganz charakteristische Form giebt. (Fig. VIII). Nach Ausbildung derselben pflegt die Eihülle gesprengt zu werden und sucht sich der *Embryo* aktiv seinen Weg in die feinsten Bronchien. Wohin er von hier aus seinen Weg nimmt, ist absolut

unbekannt. Bei der häufig von mir vorgenommenen Untersuchung der Eingeweide, speziell des Darmes und Darminhalts von Schafen, deren Lungen stark mit diesen Parasiten durchsetzt waren, habe ich niemals Anhaltspunkte für eine weitere Wanderung durch den Körper des Wirthes finden können. Ich muss also annehmen, dass die Embryonen direct durch die Bronchien ihren Weg nach aussen nehmen. In der That trifft man häufig im Trachealschleim lebende Embryonen unseres Parasiten an. Dass dieselben zu ihrer weiteren Entwickelung eines Zwischenwirthes bedürfen, ist sehr wahrscheinlich. Legt man nämlich Embryonen — durch Abschaben der Oberfläche eines tieferen Lungenknötchens leicht zu erhalten — in Wasser und hält dasselbe gegen Verdunstung geschützt bei Zimmertemperatur, so zeigen die Embryonen innerhalb der nächsten 6—8 Stunden keine wesentliche Aenderung, nur tritt der Schlundkopf immer deutlicher hervor. After fehlt noch immer und der Zellhaufen im Inneren zeigt keine Veränderungen.

Schon nach 24 Stunden zeigen sich die ersten Anzeichen des Zerfalles und nach 36 Stunden sind die Embryonen nur noch Körnerhaufen, die durch die *Cuticula* zusammengehalten werden. Endlich nach ca. 48 Stunden reisst auch die äussere Umhüllung und lösen sich die Embryonen in einen Haufen verschieden grosser regelloser Körner auf. Es müssen demnach besondere Bedingungen zu erfüllen sein, wenn die Embryonen zur weiteren Entwickelung gelangen sollen und dürften diese in erneutem Schmarotzerthum — sei es mit Hülfe eines Zwischenwirthes, sei es direct durch Uebertragung von Schaf zu Schaf — zu suchen sein.

Während uns nun über die Entwickelung des Embryos bis zu dem infectionsfähigen Thier jeder bestimmte Anhalt fehlt, können wir den Wurm wieder genau von dem Moment an verfolgen, in dem er die Schaflunge erreicht hat.

Die kleinen Parasiten durchsetzen die feinsten Bronchien und *bronchioli*, um von hier in die *infundibuli* zu gelangen. Schliesslich durchdringen sie auch die Wände derselben und wandern vorzugsweise in den lockeren bindegewebigen Bestandtheilen der Lunge weiter. Die meisten derselben gerathen in das *subpleurale* Gewebe, wo sie die bereits oben beschriebenen, kleinen Knötchen bilden. Hier machen sie einstweilen eine Ruhepause, die zur vollen

ntwickelung der Geschlechtstheile dient. Sodann vereinigen sich eide Geschlechter und kann man den zu diesem Zwecke zurückelegten Weg oft als eine feine, röthliche Linie unter der *Pleura* is zu dem Sitze des Parasiten hin verfolgen. Nicht alle Würmer ommen zur Copulation, sondern eine Anzahl bleibt unter der *Pleura* liegen. Um diese herum bildet sich sodann eine Verdichung des umgebenden Lungengewebes, es entsteht ein ca. 2—3 *mm* m Durchmesser haltendes, subpleurales, weissliches Knötchen. Später zerfällt das Innere des Knötchens zu einer gelbgrünlichen itrigen Masse, an deren Grenze der Parasit sitzt. Diese Masse kann eintrocknen, schliesslich kann auch Verkalkung eintreten.

Anders verhalten sich die zur Paarung gelangten Individuen. Diese produzieren Eier und Embryonen, welche durch ihre lebhaften Bewegungen eine heftige Reizung auf das benachbarte Lungengewebe ausüben. Auf den Reiz antwortet hier zunächst das Gewebe durch Anfüllung mit kleinzelligem Material (Rundzellen), später mit Wucherung des Bindegewebes. Stets aber bleibt die erzeugte Veränderung auf die Nachbarschaft begrenzt. So entstehen die oben erwähnten Knötchen, in denen man eventl. Männchen, Weibchen und Embryonen findet. Schliesslich zerfällt das Männchen gänzlich und auch das Weibchen zerbricht in Stücke, die sich aber noch längere Zeit im Zusammenhange halten. Die Embryonen wandern nun in die grösseren Bronchien, wirken hier ebenfalls reizend und werden durch den so ausgelösten Husten exspectoriert.

Abgesehen von dem durch meine Untersuchungen festgestellten feineren Körperbau, entspricht dieser Parasit vollkommen dem *Pseudalius ovis pulmonalis* von Koch. Nur eine *bursa* hat Koch nicht gesehen; er sagt aber, dass er ausser den zwei typischen Schwanzspitzen des Männchens noch eine dritte Spitze gesehen, « die sich bei einem Exemplare meiner Sammlung am äussersten « Ende wie verhornt ansah; diese Spitze, über welche ich mir nicht « völlige Klarheit verschaffen konnte, ist ventral gestellt und kann « möglicherweise eine Hautduplicatur sein, sodass die Configuration « der männlichen Schwanzspitze einer *bursa* nicht unähnlich wäre.»

Es scheint also, als ob Koch diese Beschreibung nach älteren Präparaten angefertigt hat. In der That lässt sich die *bursa* nur an frischen und allenfalls Glycerin-Präparaten beobachten; bei jeder

anderen Präparation zerreisst sie vollständig und bleibt höchstens noch die eine oder andere Rippe erhalten. Es fällt damit der ein Unterschied, welcher zwischen *Strongylus rufescens* und *Pseudalius ovis pulmonalis* aufgeführt wird. Der andere besteht nach Koch in dem Umstande, dass bei *Strongylus rufescens* die *Spicula* hinten gabelförmig vereint sein sollen, während sie dies bei *Pseudalius* nicht seien. Wenn man aber eine Anzahl sogen. *Pseudalius* untersucht, so findet man immer einige, deren *Spicula* sich zu vereinigen scheinen; es hat sich eben der Wurm an dieser Stelle etwas um seine Längsachse gedreht, sodass unter dem Mikroskop die Vereinigung vorgetäuscht wird. ***Es bleibt uns also nur der Schluss, dass Pseudalius ovis pulmonalis und Strongylus rufescens identisch sind.***

Was den Namen dieses Parasiten betrifft, so möchte ich vorschlagen, denselben *Strongylus rufescens* zu benennen, da das Thier nach dem oben geschilderten Körperbau offenbar in die Gruppe der *Meromyarier* (Schneider) und unter diesen, wie aus der Form der *bursa* und deren Rippen hervorgeht, zu den Strongyliden gehört. Es dürfte dadurch auch die Verwirrung, welche der Name *Pseudalius ovis pulmonalis* schon angerichtet hat, beseitigt werden.

Strongylus minutissimus Mégnin.

Auch in Frankreich hatte man die Entdeckung der Herren Padley und Sandic bald vergessen — oder aber nie gekannt. Bei einer Untersuchung afrikanischer Schafe fand nun Méguin im J. 1877 in den Lungen derselben einen Parasiten, und hielt über diesen Fund in der *Société centrale de médecine vétérinaire (séance du 13 juin 1878)* einen Vortrag, der unter dem Titel: „*Sur la pneumonie vermineuse des moutons d'Afrique*“ im *Recueil de medecine vétérinaire 1878, p. 636 ff.* veröffentlicht ist. Da dieser Bericht in der deutschen Litteratur noch nirgends die gebührende Würdigung gefunden hat und auch Koch und Müller in ihren einschlägigen Arbeiten dieses Werk nicht kennen, und da eine andere Schilderung des *Strongylus minutissimus* nicht existirt, lasse ich den Text in möglichst wortgetreuer Uebersetzung folgen:

In diesem wie in dem vergangenen Jahre zur gleichen Zeit h. seit 2 Monaten wird das Militärschlachthaus zu Vincennes st ausschliesslich mit afrikanischem Vieh, Ochsen und Hämmel, ersorgt, welche Thiere, nebenbei gesagt, von ausgezeichneter Quatät sind. Als ich während dieser Tage die Lungen einer gewissen nzahl dieser fettschwänzigen Schafe prüfte, war ich überrascht, ewisse Indurationen an deren Oberfläche zu finden, gewissermasen lobulärer Art, ebenso tief wie breit, die den Umfang einer Erbse bis zu dem einer Nuss und darüber zeigten. Diese Induationen waren nicht kugelrund, sie waren unregelmässig polyaerisch und nahmen besonders die Oberfläche des Organs ein, vorugsweise den oberen Rand, dann den vorderen Lappen bis zur nteren Grenze; dass Innere der Lunge war im Allgemeinen gesund. Wenn man Einschnitte in diese indurierten Partien machte, stellte man fest, dass das Gewebe verdichtet, fein granuliert, von einer graugelblichen Farbe war, welche an diejenige einer alten *Hepatisation* oder einer käsigen *Pneumonie* erinnerte. Bei einigen Stücken, wo die Krankheit älter war, war die verhärtete Partie Sitz einer wahren purulenten Erweichung geworden und hatte sich in einen grossen Abscess oder in ein wirkliches eiterhaltiges Lungengeschwür umgewandelt.

In der Absicht, mir Rechenschaft über die Natur dieses eigenthümlichen Leidens zu geben, nahm ich einige Lungenstücke mit nach Hause, um sie der mikroskopischen Prüfung zu unterziehen. Der Abstrich eines frischen Schnittes durch die indurierte Partie auf den Objectträger des Mikroskops gelegt, zeigte mir in der Mitte einiger *Leucocyten* eine grosse Menge Wurmeier in verschiedenen Stadien der Entwickelung, Embryonen schon aus ihrer Hülle geschlüpft und schlangenartig im *Serum* schwimmend, und endlich Körperstücke eines grösseren Wurmes, welche noch Eier enthielten, was verrieth, dass sie von Weibchen herrührten, die durch das Abstreichen zerrissen waren. Es handelte sich also um eine verminöse Affection, und in der Annahme, dass ich es mit derjenigen Krankheit zu thun habe, mit der sich einige Armeethierärzte in Afrika zu beschäftigen hatten, machte ich mich daran, sorgfältigst die Bronchien in allen ihren Verzweigungen zu verfolgen; aber kaum fand ich einige Embryonen auf dem Wege der

Auswanderung und ein lebendes, erwachsenes Männchen; die Bronchien waren vollständig gesund, ihre Schleimhaut durchaus unverletzt, und um ein erwachsenes Weibchen des in Rede stehenden Wurmes zum Zwecke der Bestimmung zu haben, war ich genöthigt, es mit Vorsicht aus dem Lungengewebe, wo es sich eingekapselt hatte, herauszuholen; anderswo gab es keine.

Dieser Wurm ist ein *Strongylus*, verwandt mit *Strongylus filaria*, der von Baillet in seinem schönen Artikel *Helminthes* im neuen thierärztlichen *Dictionnaire* so genau studiert und beschrieben worden ist; aber er unterscheidet sich von demselben durch seine ausserordentliche Kleinheit; in der That, das reife Weibchen mit Eiern gefüllt (von dem ich ein conservirtes Exemplar zur mikroskopischen Untersuchung vorzeige) ist nur $1^1/_2$ *cm* lang und 0,2 *mm* dick, während das Weibchen von *Strongylus filaria* 5—10 *cm* Länge hat. Das Männchen meines kleinen Wurmes misst nur 1 *cm*, d. h. $^2/_3$ der Länge seines Weibchens, während dasjenige von *Strongylus filaria* 4—8 *cm* misst. Endlich die Eier dieses Wurmes haben nur 0,08 *mm* Länge und 0,04 *mm* Breite; die Embryonen 0,35 *mm* Länge zu 0,02 *mm* Breite, während die Eier des *Strongylus filaria* nach M. Baillet 0,112—0,135 *mm* in der Länge zu 0,052—0,067 *mm* Breite und die Embryonen 0,60—0,75 *mm* Länge zu 0,03 *mm* Breite messen. Es finden sich auch kleine Differenzen in der Körperform, obgleich mein kleiner Wurm sehr gut alle Charaktere der Gattung *Strongylus* zeigt, d. h. den muskulösen, blasig aufgequollenen *oesophagus*, den nakten Mund und die Begattungsorgane bei den Weibchen fast in der Mitte des Körpers, und am Ende bei den Männchen. Letztere sind aus zwei braunen, spatelförmigen *Spiculis* zusammengesetzt und einer glockenförmigen *bursa*, deren Haut durch 6 Nerven gestützt ist. Die Unterschiede, welche ich festgestellt habe, sind bei dem Weibchen ein sehr kurzer und abgestumpfter Schwanz und bei den Embryonen eine kleine pfeilförmige kurze Verlängerung am Schwanzende, welche hin- und herschlägt und welche mit dem Körperende zu articulieren scheint, wie bei gewissen Wasseräl chen, welchen der Embryo ausserordentlich ähnelt. Kurz, dieser kleine Wurm scheint mir von einer besonderen noch nicht beschriebenen Art zu sein, welche zur Gattung *Strongylus* gehört, und welche ich vorschlage «*Strongylus*

minutissimus zu nennen. Die Lebensgewohnheiten dieses kleinen Wurmes sind auch abweichende: Die befruchteten Weibchen encystieren sich alle in dem Lungengewebe, besonders entlang dem oberen Rande und durch die Vereinigung dieser kleinen Cysten in den Grenzflächen entsteht diese *lobulaire Pneumonie* bisher nicht bekannter Art, welche der afrikanische Hammel zeigt. Diese Weibchen sterben in den Cysten und die aus ihrem Körper hervorgegangenen Embryonen gelangen in die Bronchien, um nach aussen ausgestossen zu werden. Die Körper dieser Weibchen bilden ebensoviel Fremdkörper, welche schliesslich eine Entzündung hervorrufen; es folgt eitrige Erweichung und die Lungengeschwüre sind die letzte Phase der Krankheit, welche hervorgeht aus der Einkapselung von in Gruppen aneinander gereihten Weibchen dieses *Strongylus minutissimus*.

Ich habe bei den sehr genauen Untersuchungen, welche ich in den Bronchien und dem Lungengewebe der afrikanischen Schafe angestellt habe, kein Alter zwischen dem des Embryonen und dem des reifen Zustandes dieses mikroskopischen *Strongylus* gefunden; es ist also äusserst wahrscheinlich, dass für ihn dasselbe gilt wie für *Strongylus filaria, Ascaris inflexa*, *Ascaris vesicularis* des Huhnes, *Oxyuris incurvata* des Pferdes und *Strongylus armatus* desselben Thieres, welche sich ausserhalb entwickeln und welche Professor Ercolani in feuchter Erde hat leben und sich vermehren sehen, und von denen er sogar in diesem Medium mehrere Generationen erhalten konnte. Es ist also falsch, was Herr Colin behauptet, dass die Embryonen des *Strongylus filaria* in den Bronchien aufwüchsen und diese Nothwendigkeit für diese Kategorie von Würmern einen Theil ihres Lebens ausserhalb in der feuchten Erde zuzubringen, erklärt die Uebertragung der Wurmkrankheiten und die schnelle Ansteckung aller Thiere einer Heerde.

Was meinen neuen Strongyliden betrifft, so bin ich im Begriff mit ihm die neuen und äusserst interessanten Versuche des Herrn Professors Ercolani zu wiederholen. Ich habe damit angefangen, Eier und Embryonen in feuchte Erde, welche in Glaskapseln aufbewahrt wurde, niederzulegen; ich habe schon konstatiert, dass 14 Tage nach dieser Aussaat die Embryonen immer noch lebend sind, aber dass sie noch nicht das Volumen verändert haben. Ich werde

übrigens die Gesellschaft über das Resultat meiner Versuche auf dem Laufenden erhalten.

Dieser Arbeit sind zwei Tafeln beigefügt, von denen die erste ein Lungenstück von einem mit verminöser *Pneumonie* behafteten afrikanischen Schafe und Eier und Embryonen von *Strongylus minutissimus,* die zweite ein weibliches Exemplar nebst *bursa* eines Männchens und ein Kopfende desselben Strongyliden zeigt. Wenn noch die Beschreibung irgend welchen Zweifel aufkommen lassen sollte, dass es sich um einen dem *Strongylus rufescens Leukart* vollkommen identischen Parasiten handelt, so werden diese durch die Zeichnungen sicher widerlegt. Allerdings zeigt die Zeichnung auf der zweiten Tafel die Geschlechtsöffnung des Weibchens ungefähr in der Mitte des Körpers, während sie sich bei *Strongylus rufescens* am Ende des Körpers findet; jedoch hatte Mégnin offenbar in dem falschen Glauben, dass dies bei allen Strongyliden ähnlich *Strongylus filaria* der Fall sein müsse — es geht dies aus seiner Beschreibung hervor — in der Körpermitte des Weibchens nach einer *vulva* gesucht und als solche eine Hautfalte angesehen. Demgemäss ist die *vulva* auch nur äusserst undeutlich gezeichnet. Der Mund wird zwar als nakt geschildert, aber die Zeichnung scheint eher Lippen anzudeuten.

Im Uebrigen entspricht die Körperform vollständig der des *Strongylus rufescens* und namentlich die Embryonen sind sehr gut ausgeführt.

Veranlasst durch das häufige Auftreten und die schweren Verluste durch *Strongylus filaria* nahm Mégnin in derselben Versammlung (Sitzung vom 28. November 1878, *Recueil 1878, p. 1174)* nochmals das Wort, um auf die Verschiedenheiten zwischen *Strongylus filaria* und seinem *Strongylus minutissimus* hinzuweisen und sagt hierbei auch, dass die *spicula* seines Parasiten nicht so verbreitert und flügelförmig seien, wie bei den *Strongylus filaria.* Die Verschiedenheit beider Würmer wurde auch von der Gesellschaft anerkannt.

Ziehen wir nun das Resultat aus unserer ganzen Betrachtung über *Strongylus minutissimus,* so müssen wir folgende auffallende Thatsache constatieren:

Strongylus minutissimus ist different von Strongylus filaria und identisch mit Strongylus rufescens.

Diese Thatsache ist so augenscheinlich, dass es als ein Mangel an Litteraturkenntniss bezeichnet werden muss, weno trotzdem noch *Strongylus minutissimus* als besondere Species angeführt wird.

Strongylus commutatus Diesing.

Nach Koch hat sich noch Arthur Müller eingehend mit den in Rede stehenden Lungenwürmern beschäftigt. Da demselben eigene Beobachtungen über *Pseudalius ovis pulmonalis Koch* vollständig fehlen, schildert er diesen nur nach der von Koch gemachten Beschreibung. Dagegen beschreibt er, als unabhängig hiervon, unter dem Namen «*Strongylus commutatus Diesing*» einen Nematoden von folgender Beschaffenheit:

Der Körper ist fadenförmig, ausgezeichnet durch einen dunklen, durch den Leib hindurchschimmernden Nahrungsschlauch. Die Länge des Männchens beträgt 30—40 *mm*, die des Weibchens bis 70 *mm*. Der Mund ist mit 6 kleinen Pupillen umgeben, welche nur selten deutlich sichtbar sind. Der *oesophagus* ist schlank mit wenig abgesetztem *bulbus*. Die *cutis* ist sehr dünn, 2 *ovarien* und 2 *uteri*, die in eine dünnwandige Scheide übergehen, welche etwa 1 *mm* lang ist und dicht vor dem After mündet. Das Schwanzende des Weibchens ist stumpf-spitzig. Die Eier sind länglich oval und dünnschalig. Im Körper des Weibchens fand sie Müller nie in Furchung begriffen, d. h. er hatte es nur mit noch nicht vollständig entwickelten Weibchen zu thun. Das Schwanzende der Embryonen ist S-förmig gebogen und findet sich ventral vor demselben noch ein kleiner, gerader Dorn. Der Hoden ist einfach. Am *vas deferens* findet sich eine Erweiterung, die *vesicula seminalis*. Das Schwanzende des Männchens endet in eine sehr dünnhäutige *bursa* mit kurzen plumpen Rippen. Die Hinterrippen sind kurz und dick, mit keiner Einkerbung am freien Ende. Sie liegen in einem von der übrigen *bursa* abgetrennten Hautlappen, welcher in Rückenansicht der flachgedrückten *bursa* halbkreisförmig erscheint und leicht zu sehen ist, während sich die Form der Rippen nur selten deutlich erkennen lässt.

Die hintere Aussenrippe ist lang und dünn. Die Mittelrippen mit der vorderen Aussenrippe auf breiter gemeinsamer Basis aufsitzend, sind kurz und schmal.

Die Vorderrippen haben einen langen gemeinsamen Stamm und sind nur an der Spitze getrennt. An der Basis der *bursa* findet sich ein Chitinring.

Die männlichen Begattungsorgane dieses Wurmes trennt Müller in 3 Abtheilungen:

1) Endhäkchen;
2) Copulationsorgane *(Spicula)*;
3) accessorisches Organ.

Als Endhäkchen beschreibt er 0,05 *mm* lange aus einem gebogenen Stiel und einem stark gekrümmten, nach hinten sich verjüngenden Endstück bestehende Gebilde. Zähnelung ist nicht vorhanden.

Die *spicula* sind zwei flache an beiden Enden etwas verbreiterte, wenig gekrümmte Chitinleisten. Die Seiten derselben setzen sich in dünne Lamellen fort, welche von meist gablig getheilten Chitinstäbchen gestützt werden. Dieselben sind im Anfangstheile dicker.

Das accessorische Organ liegt zwischen den *spiculis* etwas hinter deren Mitte. Es besteht aus mehreren, 6—8, von einem Centrum ausgehenden sichelförmigen Chitinstäben, welche an ihrer konkaven inneren Seite gezähnt sind. Das Schwanzende des Männchens geht stumpf in die *bursa* über.

Schon vorher hatte Passerini *(Atti de la societa italiana, Milano 1884, vol. XXVII, p. 42—63)* eine mit der Müller'schen übereinstimmende Beschreibung eines Lungenwurmes gegeben, den er aber für eine neue Art ***Filaria terminalis*** hielt, da ihm das Vorhandensein der *bursa* entgangen war. Dass dies auf einem Irrthume beruhte, darüber besteht kein Zweifel mehr.

Aber auch mit dem von Koch als *Strongylus rufescens* beschriebenen Parasiten zeigt dieser von Müller *Strongylus commutatus* genannte Wurm eine so grosse, auffallende Uebeinstimmung, dass Müller selbst sagt:

Die Koch'sche Beschreibung des *Strongylus rufescens* entspricht so vollkommen dem Befunde bei *Strongylus commutatus*,

dass kein Zweifel mehr an der Identität beider Würmer statthaben kann.

Dieser Ansicht Müller muss ich mich voll und ganz anschliessen; es fehlt bei Koch nur die Beschreibung der *bursa* und ist die Schilderung der männlichen Geschlechtsorgane nicht so eingehend, als dies bei Müller der Fall ist.

Da wir nun oben festgestellt haben, dass der *Strongylus rufescens* seinerseits identisch ist mit dem sog. *Pseudalius ovis pulmonalis Koch,* so bleibt uns nur der Schluss, dass eine besondere Bezeichnung des Wurmes als *Strongylus commutatus* unzulässig ist und dass wir diesen Parasiten einfach als *Strongylus rufescens* — nach meinem Vorschlage — im anderen Falle als *Pseudalius ovis pulmonalis* zu bezeichnen haben.

Strongylus ovis pulmonalis Diesing.

In der von dem *Departement of Agriculture (Bureau of animal industry)* im Jahre 1890 zu Washington erschienenen Schrift *the animal Parasites of sheep* (p. 186 ff.) wird als *Strongylus ovis pulmonalis Diesing — the hair long Worm* — ein Schmarotzer in der Schaflunge beschrieben. Derselbe ist 16 *mm* — Männchen — resp. 25 *mm* — Weibchen — lang. Die Dicke beträgt beim Männchen 0,5 *mm,* beim Weibchen 0,17 *mm.* Die Deckhaut des Wurmes ist sehr durchsichtig, das Innere des Körpers erscheint als eine dunkle Linie. Kopf nicht bewaffnet, vier Papillen, Mund nackt. Männchen zugespitzte *bursa,* zusammengedrückt, anscheinend 7 Rippen, eine hintere, die zweite gekerbt, zwei Paar seitliche, ein Paar vordere.

Die *spicula* symmetrisch, gebogen, 0,15 *mm* lang, in nahezu gleiche Theile getheilt, der vordere aus einem cylindrischen, chitinigen Skelett mit einer häutigen Umhüllung bestehend, der hintere aus einem quergestreiften Skelett, begrenzt durch eine dünne weit geschweifte Haut. Die zwei *spicula* bilden eine theilweise geschlossene Röhre. Weibchen ovipar, mit zwei *uteri* und zwei *ovarien.* Der Eingang in die *vagina* 0,8 *mm* von der *vulva. Vulva* 0,1 *mm* vom *anus. Anus* 0,08 *mm* von der Schwanzspitze. Schwanz endigt mit einer abgestumpften Spitze. Eier im *uterus* 0,1 *mm* lang, 0,04

mm breit. Embryo mit sehr scharf abgesetztem Schwanz versehen. In demselben Werke finden sich auch Angaben über die Lebensgeschichte des Wurmes:

Die Jungen des Lungenhaarwurmes verlassen die Lungen der inficierten Schafe und werden über die Weiden, Höfe und andere von diesen Thiere besuchte Plätze ausgestreut. Sie werden dann mit dem Futter oder Trinkwasser aufgenommen und gelangen auf irgend eine Weise in die Lungen des Schafes. In den äussersten Enden der *bronchioli* angekommen, durchsetzen sie das Gewebe und encystieren sich. In den Cysten wachsen sie heran und nehmen Geschlechtscharaktere an. Nachdem sie die Cysten verlassen haben, nehmen sie ihren Weg in die feinsten Luftwege (*bronchioli* und *bronchien*), wo sich die Geschlechter begatten und die Reproduction stattfindet. Die Eier werden dann in die benachbarten Höhlungen gelegt und werden zu jungen Würmern, welche ihren Weg in die benachbarten Luftkammern (*infundibuli*) nehmen. Nachmals mögen einige dieser Würmer auf die Weiden ausgehustet werden und andere Schafe inficieren.

In ihrer Lebensgeschichte giebt es nur zwei Punkte, über welche irgendwelche Frage sein kann. Manche Helminthologen von Fach glauben, dass der junge Wurm das Schaf verlassen muss, um eine Zeit seines Lebens auf der Erde oder in einem kleineren Thiere zu verbringen, bevor er weiterer Entwickelung in dem Schaf fähig ist. Die meisten Autoren stimmen darin überein, dass der Wurm in die Lungen durch die *Trachea* eindringt, entweder bei der Futteraufnahme oder während der Rumination. Die Länge der Zeit, welche dem Wurm für sein Leben vergönnt ist, ist noch unbekannt. Da die am meisten ausgesprochenen Fälle unter den geschlachteten Thieren bei älteren Schafen waren, möchte es scheinen, als ob das Wachsthum des Parasiten ein sehr langsames sei, welches Jahre erforderte, um durch die folgenden Generationen ein für das inficierte Schaf gefahrvolles Leiden zu erzeugen. Indess mag es sein, dass manche Lämmer und junge Schafe so schwer mit dem Parasiten afficiert sind, dass sie nicht mehr zur Schlachtbank geführt werden. Dies würde dann einen schnellen Entwickelungsgang bedeuten.

Es folgt nunmehr eine Beschreibung des Sitzes des Parasiten

in der Lunge. Der Verfasser hebt hervor, dass die kleinen Würmer die feinsten Luftwege durchwandern und bis in die *infundibuli* eindringen. Hier wird derselbe dann durch die Entzündung des umgebenden Lungengewebes eingekapselt.

Die der Abhandlung beigefügten Tafeln lassen keinen Zweifel aufkommen, dass es sich in der Beschreibung — so wenig genau sie im zoologischen Theil ist — nur um *Strongylus rufescens* handeln kann. Wir müssen daher auch die Namen *Strongylus ovis pulmonalis* und *Strongylus rufescens* als synonym betrachten.

Nematoideum special. Ebertz.

Eine auf den ersten Blick ungemein auffallende Veröffentlichung machte Herr Sanitätsrath Dr. Ebertz in der Vierteljahrsschrift für gerichtl. Medicin, 46. Band, 1. Heft, S. 102—104. Berlin. Er beschreibt nämlich in seinem « ein bisher nicht beachteter Parasit des Schafes » überzeichneten kleinen Artikel einen eigenthümlichen Fund, den er an einem längere Zeit offenbar lungenkranken Mutterschafe machte. Das ausgeschlachtete Thier war von dem Metzger einem erst kürzlich durch Ebertz ausgebildeten (!) Trichinenschauer aus Scherz zur Untersuchung auf Trichinen vorgelegt worden. Der betr. Herr nahm wirklich die vorgeschriebenen Proben aus dem Zwerchfell, Nierenzapfen, Lenden, Vorderschenkel, und weil die Lunge ein besonders krankhaftes Aussehen darbot, auch aus der Lunge, und fand sehr bald die untersuchten Gewebe mit Parasiten durchsetzt, die er für Trichinen hielt. Besonders reichlich sollten die von der Lunge entnommenen Proben mit den Entozoen durchsetzt gewesen sein und zwar überall da, wo der Ueberzug der Lunge ein getrübtes, schwielig verdicktes Aussehen hatte. Seiner Instruction gemäss legte der Trichinenschauer Herrn Medicinalrath Dr. Ebertz Präparate von dem seiner Meinung nach trichinösen Schaffleisch zur Nachkontrolle vor. Ebertz fand nun, dass die in den Präparaten sehr zahlreich vorhandenen und zum Theil dicht an einander gedrängten Entozoen in der That eine grosse Aehnlichkeit mit frisch eingewanderten, noch nicht verkapselten Muskeltrichinen hatten. Dieselben waren fadenförmig, in den verschiedensten Formen gewunden und verschlungen; die noch

lebenden zeigten eine lebhafte, schlängelnde Bewegung. Von Trichinen unterschieden sich dieselben — obwohl die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen ist, dass mit dem Weidefutter auch einmal ein trichinöses Thier in den Magen des Schafes gelangen könne — durch den abweichenden anatomischen Bau und auch die viel geringere Grösse dieser Parasiten. Die Thiere waren viel kleiner, ihre Farbe war eine hellere und es fehlte die bei starker Vergrösserung erkennbare Querstreifung der Oberhaut der Trichine.

Auf Grund eingesandter Präparate erklärte Prof. Leukart den Parasiten für den Jugendzustand eines Nematoden, der wahrscheinlich bei dem Träger der Jugendform, also bei dem Schafe, lebt und dann vivipar ist. Eine bestimmte Species konnte Leukart nicht erkennen.

Leider fehlt nun in dem Artikel die Angabe, ob Ebertz selbst die betr. Muskeln nach den Nematoden durchsucht hat und wenn dies der Fall war, wo er hier — histologisch gesprochen — die Parasiten gefunden hat. Der Trichinenschauer hat selbstredend diejenigen Präparate vorgelegt, wo er eben die meisten «Trichinen» fand und wird hierbei keinen grossen Unterschied zwischen Lunge und Muskeln gemacht haben. Dass er bei dem zahlreichen Vorkommen der Embryonen in der Lunge leicht das Fleisch inficieren konnte, wird jedem, der in diesem Gebiete praktisch gearbeitet hat — besonders bei der gründlichen Ausbildung des betr. Herrn — leicht erklärlich erscheinen. Es will mir scheinen, als ob überhaupt nur die Lunge inficiert war.

Die dem Aufsatz beigefügten zwei Abbildungen zeigen die Parasiten auch nur von einigen Leucocyten — nicht von Muskulatur — umgeben. Zugleich stimmen dieselben in der Grösse und Körperform mit den Embryonen von *Strongylus rufescens* überein, nur fehlt ihnen der Stachel am Hinterende — der aber vielleicht übersehen worden ist.

Ich kann nicht entscheiden, ob es sich hier thatsächlich um diesen Parasiten gehandelt hat, jedenfalls ist bei der mangelnden genauen Untersuchung die Behauptung, dass es sich um einen «bisher nicht beobachteten Parasiten» handelte, von der Hand zu weisen, und bleibt abzuwarten, ob je wieder ein Parasit zugleich

in der Lunge und dem Fleisch beim Schafe gefunden wird. Persönlich halte ich dies für recht unwahrscheinlich *).

Von vollkommen entwickelten Eingeweidewürmern, die nicht zur Gruppe der Nematoden gehören, ist die Lunge des Schafes absolut frei. Im unentwickelten Zustande finden sich hier noch in seltenen Fällen das *Distomum lanceolatum* und die Blase der *Taenia echinococcus*. Erstere sind stets verkümmerte Exemplare, die bei sehr starker Infection der Leber den richtigen Weg verfehlt haben und in das Lungengewebe gerathen sind. Da diese jedoch nicht zur vollen Entwickelung gelangen und in der Regel schon stark verfallen sind, bieten sie wenig geeignete Objecte für eine zoologische — im Uebrigen schon von berufener Seite ausgeführte — Untersuchung dar.

Auch die Echinococcenblasen, welche sich zuweilen in den Lungen der Schafe finden, bieten in ihrem Bau nichts abweichendes von den hinreichend bekannten Echinococcen des Rindes dar. Doch möchte ich auf einen für praktische Zwecke wichtigen Umstand aufmerksam machen. Während die Echinococcenblasen des Rindes meist acephale Cysten sind, findet man in denen des Schafes in vielen Fällen Unmengen von gut ausgebildeten Brutkapseln und Scolices vor, sodass es sich empfiehlt, für Studienzwecke die allerdings selteneren Echinococcenblasen des Schafes denen des Rindes vorzuziehen.

Spiroptera scutata oesophagea ovis Harms.

Hiermit wäre nun die Zahl der bisher beschriebenen in der Lunge und Luftwegen des Schafes schmarotzenden Würmer erschöpft. In dem Schlunde hat man bisher beim Schafe nur einmal einen Schmarotzer gesehen. In den Mittheilungen aus der thier-

*) Nachdem diese Arbeit schon zum Abschluss gediehen war, erhielt ich von Herrn Medicinalrath Dr. Ebertz folgende Nachricht, deren Inhalt meine Vermuthung durchaus bestätigt. Zunächst theilt er mir mit, dass die seiner Zeit angefertigten Präparate leider sich sehr schlecht conserviert hätten, und fährt dann fort: *„Die Präparate, welche ich damals persönlich untersucht, waren nur aus der Lunge."* Es erscheint demgemäss als sicher, dass der Parasit überhaupt nur in der Lunge vorhanden war.

ärztlichen Praxis im preussischen Staate 1875/76, S. 131, theilt Harms mit, dass er einen Wurm unter dem Epithel der Schlundschleimhaut gefunden habe. Derselbe lag mit der Längsachse des Schlundes parallel in Windungen gebogen, dem gekräuselten Merinohaar ähnlich. Herr Prof. Dr. Carsten-Harms hatte die Liebenswürdigkeit, mir folgende briefliche Mittheilung über denselben zu machen:

Derselbe wurde bei Versuchen über die Rumination und zwar im Winter gefunden. Auf einem Gypsabguss, den ich um den Verlauf der Schlundrinne zum Schlunde zu bestimmen, gemacht habe, fand ich in der Schlundportion eine Zeichnung, die eine ähnliche Beugung wie das Wollhaar des Merinoschafes aufwies. Diese gab zur näheren Untersuchung Veranlassung und dabei wurde der Wurm entdeckt. Zürn hatte die Liebenswürdigkeit, den Wurm zu bestimmen und eine Zeichnung davon aufzunehmen und mir zukommen zu lassen. Beschreibung und Zeichnung sind mir aber verloren gegangen.

Zürn hat nun seinerseits von dem Parasiten in seinem Werke (thierische Parasiten) folgende Schilderung entworfen:

Der Parasit ist von gelber Farbe, das Männchen ist 40—50 *mm*, das Weibchen 80—100 *mm* lang. Das Kopfende ist abgestutzt, die Mundöffnung ist rundlich, unbewaffnet. Das vordere Körperende ist — bis auf einen Millimeter vom Kopfe entfernt — ringsum mit blassen, verschieden grossen, schildförmigen Chitinplatten belegt. Das hintere Ende des Männchens ist etwas gekrümmt, mit flügelförmigen Anhängen versehen; doppeltes *Spiculum*. Das Schwanzende des Weibchens ist zugespitzt, aber ohne die flügelförmigen Anhänge; die stark hervortretende *vulva* am hinteren Körperende, vor der schlitzförmigen Afteröffnung. Der Fruchthälter ist mit unzähligen Eiern gefüllt, die theils eine granulierte, feinkörnige Masse enthalten, theils je einen vollentwickelten Embryo erkennen lassen.

Nach der Angabe von Zürn war dieser Wurm vollkommen identisch mit dem bereits im Jahre 1869 von Müller in der Schleimhaut der Speiseröhre polnischer und ungarischer Ochsen gefundenen und als *Filaria seu Spiroptera scutata oesophagea bovis* bezeichneten Nematoden.

Fassen wir nun das Resultat aller unserer Betrachtungen und Studien zusammen, so sehen wir, dass die grosse in der Litteratur aufgeführte Zahl der in den Respirationsorganen und dem Schlunde des Schafes schmarotzenden Nematoden auf folgende vier Species zusammenschrumpfen:

A. Parasiten der Luftwege.

1. Strongylus filaria Rudolphi.

Diagnose: Gelblichweiss, ♂ 50 *mm*, ♀ 90 *mm* lang. Mund rund, unbewaffnet. *Oesophagus* reicht mit einem glockenförmigen Fortsatz in den am Schwanzende endigenden Darm hinein. Hinterende des Männchens etwas verdickt, 2 gelbbraune *spicula*, halbsondenartig und durchlöchert. Kleine *bursa*, Weibchen am Hinterende eine kuppelartige Verdickung, 2 *uteri*, *vulva ventral* in der Körpermitte. *Oo*-vivipar. Schlundring vorhanden. Eier oval 0,1 zu 0,06 *mm*. Embryonen hinten spitz. Sitz: *Trachea* und Bronchien.

2. Strongylus paradoxus Mehlis.

Synom. Str. suis Rud. — Str. longevaginatus Dies.

Diagnose: Gelblichweiss, ♂ 20 *mm*, ♀ 40 *mm*. Mund mit 6 Lippen. *Oesophagus* fast ohne *bulbus*. Darm dunkel pigmentiert. *Bursa* des Männchens zweilappig. Zwei lange, dünne über die *bursa* weit hinausreichende *spicula*, mit 2 Haken endigend. 2 *uteri*. *Vagina* am hinteren Körperende in einer charakteristischen Schwanzblase. *Oo*-vivipar. Eier rund. Embryonen knopfförmige Auftreibung am Hintertheil.

3. Strongylus rufescens Leukart.

Syn. Pseudalius ovis pulmonalis Koch. — Strongylus commutatus Dies. — Str. minutissimus Mégnin. — Nematoideum ovis Rud. — Nematoideum ovis pulmonalis Dies. — Pseudalius capillaris Müller. — Trichosoma leporis Duj. — Filaria terminalis Passerini. — Trichosoma leporis pulmonalis Fröhlich.

Diagnose: Rothbraun, ♂ 20, ♀ 30 *mm* lang. Mund vier sehr

kleine Lippen. *Oesophagus* mit deutlichem *bulbus*. Darm dunkel pigmentiert. *Bursa* sehr leicht zerreisslich. Zwei braune *spicula* aus je einem kleineren, hakenförmigen hinteren und schmalen, gezähnelten vorderen Stücke bestehend. Hinterende des Weibchens mit grosser Hauttasche, in deren Tiefe die *vulva* mündet. Oopar. Eier oval, Embryonen mit Stachel am Hinterende.

B. Parasiten des Schlundes.

4. *Spiroptera scutata oesophagea ovis Harms.*

Syn. Spiroptera s. filaria scutat. oesophag. bovis Müller.

Diagnose: Gelblich, ♂ 50 *mm*, ♀ 100 *mm* lang. Kopfende abgestutzt. Mund rund, unbewaffnet. Vorderes Körperende mit schildförmigen Chitinplatten belegt. Männchen am Hinterende gekrümmt mit flügelförmigen Fortsätzen. Zwei *spicula*. Weibchen hinten zugespitzt, stark hervortretende *vulva* am hinteren Körperende. *Oo*-vivipar.

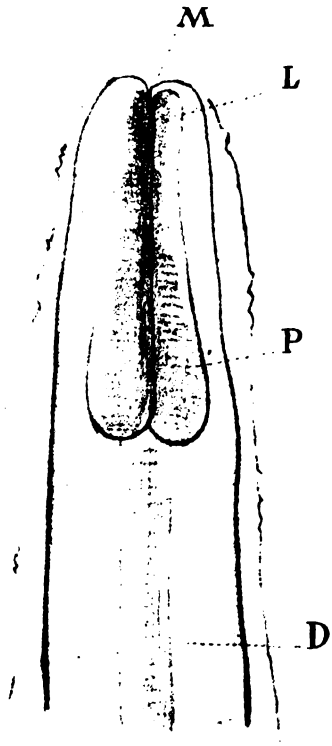
Litteratur.

1) Johann Gray Sandic Dr. med. und Georg Padley (Liverpool) *Annals and Magazine of natural history, vol. 2, second serie, No. 20, p. 102. 1849.*
2) Leukart, Entwickelungsgeschichte der Nematoden — Archiv des Vereins für gemeinschaftliche Arbeiten zur Förderung der wissenschaftlichen Heilkunde von J. Vogel und Beneke. Leipzig 1865, p. 200.
3) Dr. Georg Harley und Prof. Brown. *Histological Demonstrations (Longmanns 1866,* 1. Aufl., p. 242).
4) A. Koch. Nematoden der Schaflunge — Revue für Thierheilkunde und Thierzucht, VI. Band — erschienen als Separatabdruck bei M. Perles in Wien.
5) Utz. Haarwürmer im Gewebe der Schaflunge. Badische thierärztliche Mittheilungen. März 1880.
6) Lydtin. Die Lungenwurmkrankheit der Schafe. ibid. Juni 1880.
7) Prof. Ed. Bugnion — Ueber die Wurmpneumonie der Hausthiere — *Compte rendu de la réunion de la Société helvétique des sciences naturelles à Andermatt. 1875.*
8) Arthur Müller. Deutsche Zeitschrift für Thiermedicin 1849. Die Nematoden der Säugethierlungen und die Lungenwurmkrankheit.
9) Schneider. Monographie der Nematoden. Berlin 1866.
10) Dr. Ströse-Göttingen. Ueber Strongylus micrurus nebst Bemerkungen über die Untersuchungsmethoden der Lungenwürmer. Berliner thierärztliche Wochenschrift. 1892. S. 49—52.
11) v. Linstow. Compendium der Helminthologie.

12) Goeze. Versuch einer Naturgeschichte der Eingeweidewürmer thierischer Körper. Blankenburg 1782.
13) Zürn. Die thierischen Parasiten auf und in dem Körper unserer Haussäugethiere.
14) *Baillet — Nouveau Dictionnaire pratique de médecine, de chirurgie et d'hygiène vétérinaires. 1850 et 1866.*
15) *Cooper Curtice — the animal parasites of sheep. Department of agriculture. Washington 1890, p. 185 ff.*
16) *Rudolphi — Entozoorum histor. III.*
„ *Synopsis.*
17) Mittheilungen aus der thierärztl. Praxis im preuss. Staate. 1875/76. S. 131.
18) *Mégnin — Sur la pneumonie vermineuse des moutons d'Afrique* im *Récueil de médecine vétérinaire. 1878, p. 636.*
19) Ebertz. Vierteljahresschrift für gerichtl. Medicin. 46. Band, 1. Heft, p. 102—104. Berlin.
20) Diesing. Revision der Nematoden (Sitzungsberichte der mathemat.-naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften. 42. Band.

INHALT.

		Seiten
I.	Einleitung	1— 2
II.	Strongylus filaria	2— 7
III.	Strongylus paradoxus	7— 9
IV.	Pseudalius ovis pulmonalis Koch und Str. rufescens	9—22
	Nematoideum ovis Rud.	11
	Strongylus bronchialis	11—12
V.	Strongylus minutissimus Mégnin	22—27
VI.	„ commutatus Diesing	27—29
VII.	„ ovis pulmonalis Diesing	29—31
VIII.	Nematoideum spec. Ebertz	31—33
IX.	Bemerkungen über andere Lungenparasiten des Schafes	33
X.	Spiroptera scutata oesophagea ovis Harms	33—35
XI.	Diagnose	35—36
XII.	Litteratur	37—38

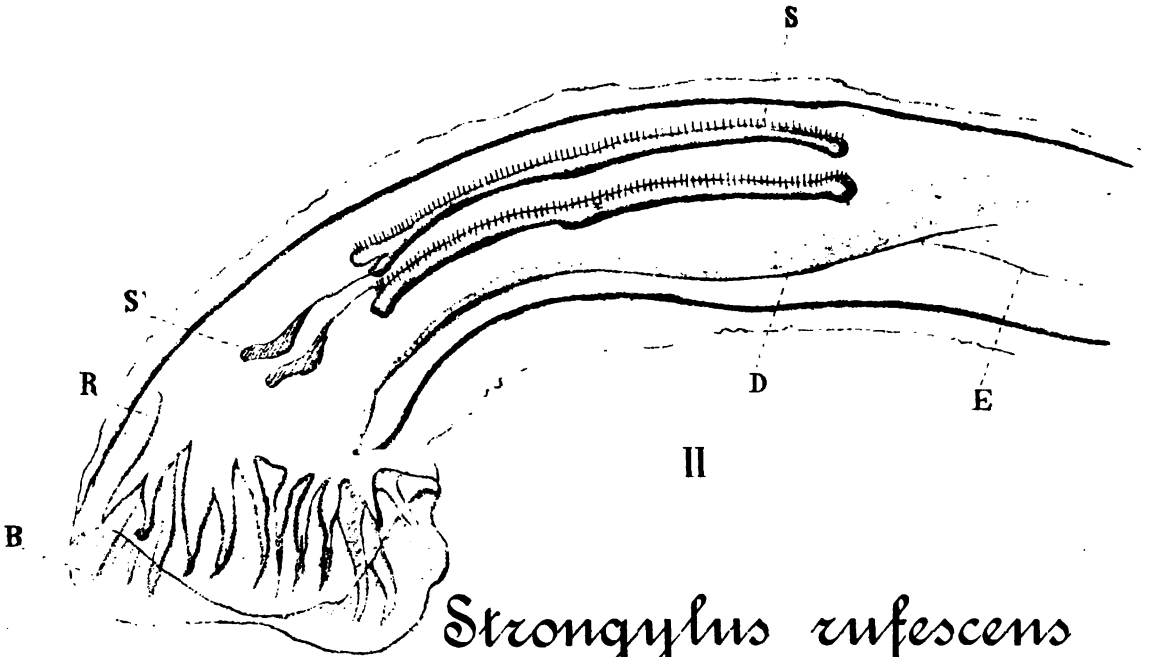


I

Strongylus rufescens

Kopfende.

M Mund, **L** Anfangstheil des Oesophagus,
P Bulbus, **D** Darm.

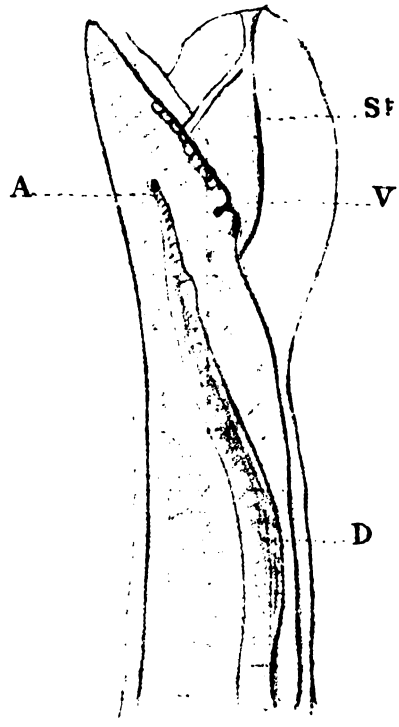


II

Strongylus rufescens

Schwanzende des Männchens

S vorderer Abschnitt der Spicula, S' caudaler Abschnitt der Spicula, D Darm, E Ductus ejaculatorius, B Bursa, R Rippen.

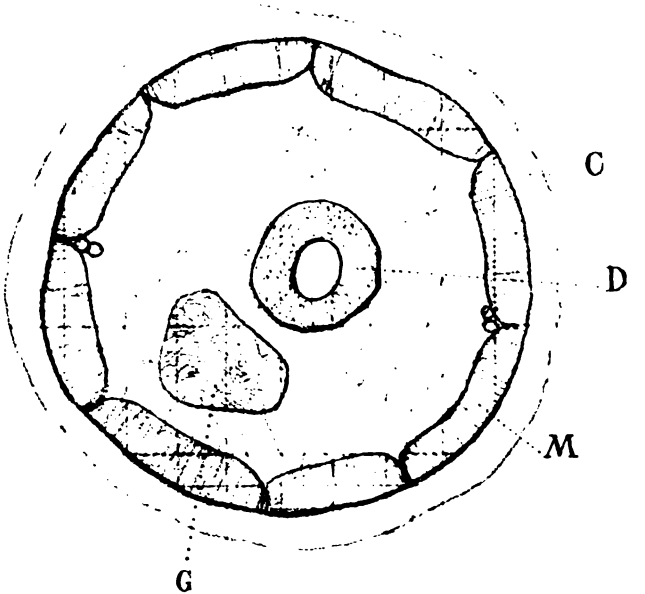


III

Strongylus rufescens

Schwanzende des Weibchens.

D Darm, **A** Anus, **V** Vulva, **St** Stützgebilde der Hauttasche.

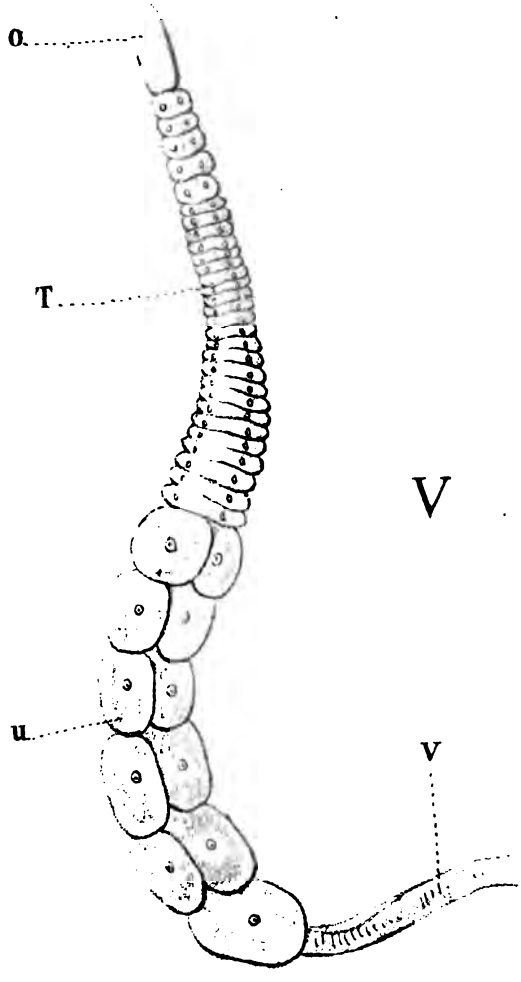


IV

Strongylus rufescens

Querschnitt durch ein männliches Exemplar.

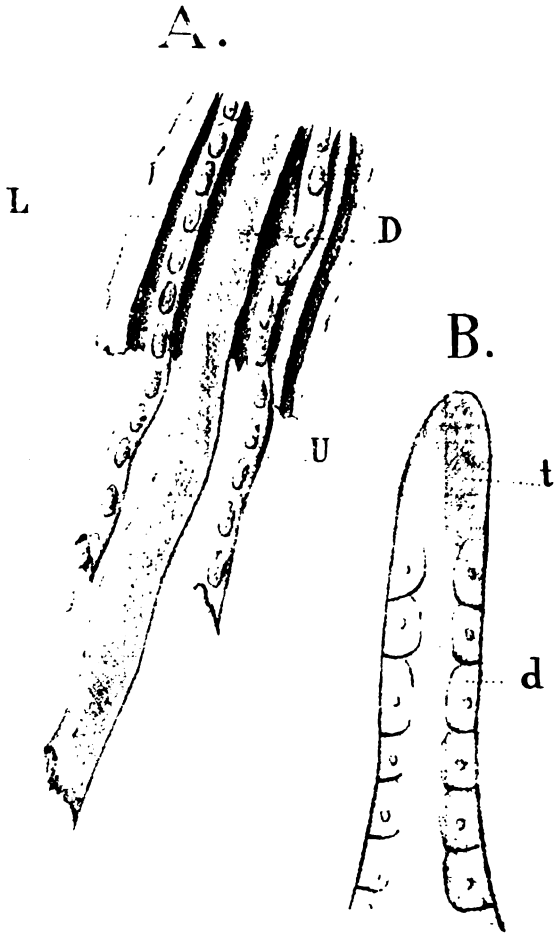
C Cuticula, **D** Darm, **M** Muskelzellen, **G** Geschlechtsröhre.



Strongylus rufescens

Weiblicher Geschlechtskanal ohne Eier.

O Ovarien, T Tuben, U Uterus, V Vagina.

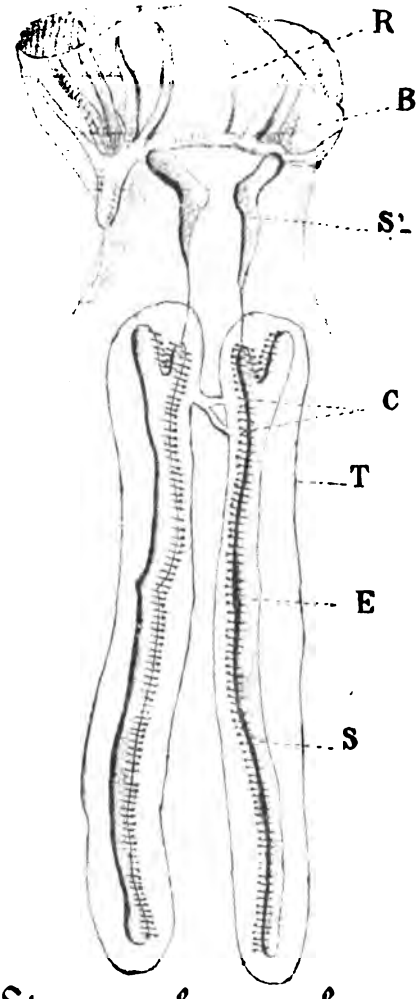


VI

Strongylus rufescens

A. ***Zerrissenes Stück eines weiblichen Exemplars.***
D Darm, **U** Uterus, **L** Leibesschlauch.

B. ***Männliche Geschlechtsröhre.***
t Hoden, **d** ductus ejaculatorius.

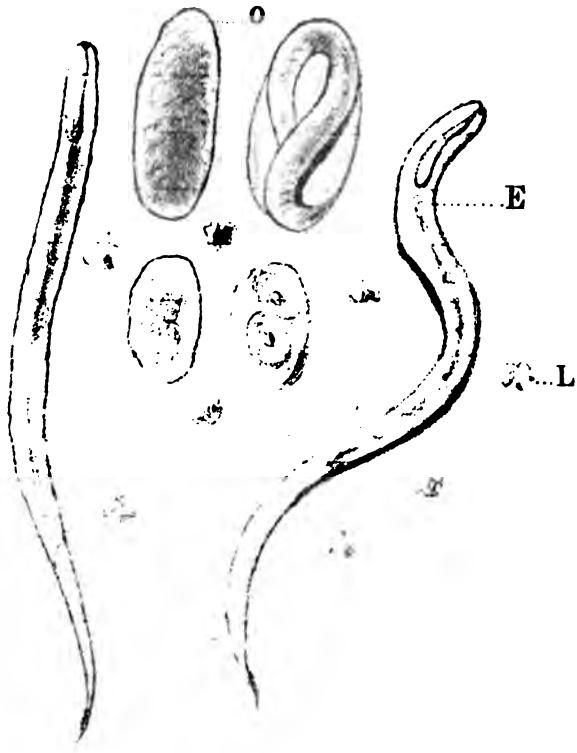


VII

Strongylus rufescens

Ausgebreitete Spicula des Männchens.

S vorderer Abschnitt der Spicula, **E** Einknickung, **S'** hinterer Abschnitt der Spicula, **T** Spiculartasche, **C** Communication der Spiculartaschen, **B** Bursa (die Bursa ist gefaltet und daher nicht sehr deutlich), **R** Rippen (undeutlich, da zusammengefaltet).



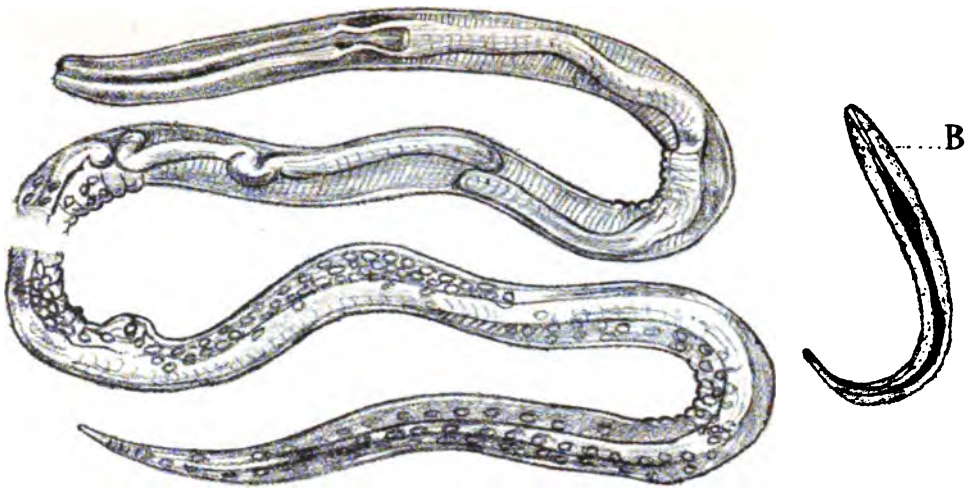
VIII

Strongylus rufescens

Embryonen und Eier in verschiedenen Entwickelungsstadien.

L Leucocyten, **O** Eier, **E** Embryonen.

A

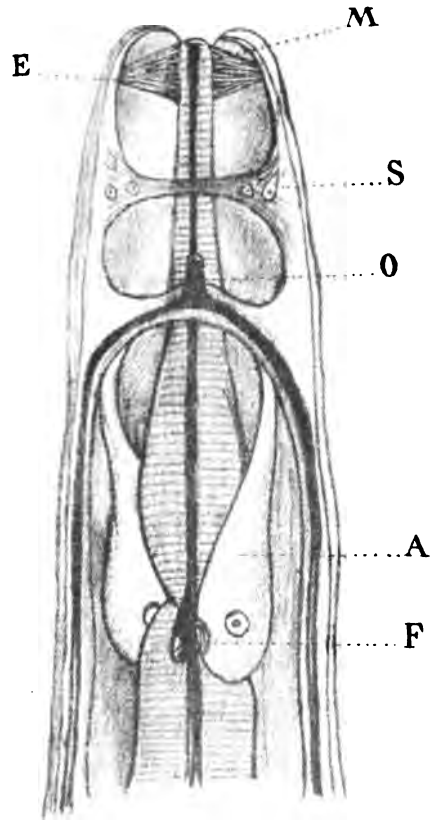


IX

Strongylus filaria Rudolphi

frei nach Koch.

A Weibliches Exemplar, **B** Embryonen.



X

Strongylus filaria Rudolphi

l Mundöffnung. **E** Erweiterer des Mundes. **S** Schlund-
ng mit Ganglienzellen. **O** Oeffnung des Wassergefäss-
ystems. **A** Anhänge der Cuticula. **F** glockenförm. Fort-
satz des Oesophagus.

TREASURY DEPARTMENT
Public Health and Marine-Hospital Service of the United States

EPIDEMIC OF AN URTICARIOID DERMATITIS DUE TO A SMALL MITE (*Pediculoides ventricosus*) IN THE STRAW OF MATTRESSES

BY

JOSEPH GOLDBERGER

Passed Assistant Surgeon, United States Public Health and Marine-Hospital Service

AND

JAY F. SCHAMBERG

Professor of Dermatology and Infectious Eruptive Diseases in the Philadelphia Polyclinic

WASHINGTON
GOVERNMENT PRINTING OFFICE
1909

EPIDEMIC OF AN URTICARIOID DERMATITIS DUE TO A SMALL MITE (*Pediculoides ventricosus*) IN THE STRAW OF MATTRESSES.[a]

A preliminary report by JOSEPH GOLDBERGER, Passed Assistant Surgeon, U. S. Public Health and Marine-Hospital Service, and JAY F. SCHAMBERG, Professor of Dermatology and Infectious Eruptive Diseases in the Philadelphia Polyclinic.

We wish to invite the attention of the profession to a skin affection of unusual character which has prevailed in an epidemic form in Philadelphia and vicinity since the early part of May, 1909. We have reason to believe that this disease is not confined to the locality indicated, but occurs more or less in various parts of the United States.

In 1901 Schamberg published (Phila. Med. Journ., July 6, 1901) a short article on "An Epidemic of a Peculiar and Unfamiliar Disease of the Skin," examples of which were in that year simultaneously observed for the first time by Schamberg, Duhring, Hartzell, Stelwagon, and other dermatologists in Philadelphia. Since 1901 cases of this same character have been encountered each year, usually between the months of May and October.

Etiology.—The cause of the peculiar affection which we are considering was until recently very obscure. During the months of May and June, 1909, an outbreak (20 cases) of this eruptive disease developed among the crew upon a private yacht docked in the Delaware River. At almost the same time 33 more cases appeared among the crews of 4 other boats. Besides these 53 cases we learned in the course of our investigation of about 70 other cases in 20 different private residences and boarding houses scattered about the city of Philadelphia and its vicinity. In practically every case we were able to determine that the patient had either recently slept upon a new straw mattress or had freely handled the same. The facts elicited by our inquiry enabled us to exclude from consideration the jute or cotton topping or the ticking of the mattresses and we satisfied ourselves that the essential causative factor was connected with the wheat straw. The mattresses were made by 4 of the leading manufacturers, all of whom received a large proportion if not quite all of their straw from the same source in New Jersey.

[a] Reprint from the Public Health Reports, Vol. XXIV, No. 28, July 9, 1909.

In order to establish the etiological rôle of the straw mattresses experimentally, one of us exposed his (left) bare arm and shoulder for one hour between two straw mattresses. At the end of about 16 hours the characteristic itching eruption appeared. Later 3 volunteers slept upon a mattress during a night and each one developed the eruption at the end of about the same period.

We next took some of the straw and sifted such particles as would pass through the meshes of a fine flour sieve. The sifted particles were divided into two portions and placed in two clean glass Petri dishes. One of these was then applied for one hour to the left axilla of a volunteer. At the end of about 16 or 18 hours the characteristic eruption was present in the area of the left axilla to which the Petri dish of straw siftings had been applied.

Having therefore determined not only by deduction from the epidemiological facts but by experiment that the straw in the straw mattresses was in some way capable of producing the eruption we next sought in the straw for the responsible factor. First we exposed for an hour the second portion of the siftings in a Petri dish to the vapour of chloroform under a bell jar with a view to killing any insect or acarine that might be present. These siftings were then applied to the right axilla of the volunteer to whose left axilla the untreated siftings were applied. While, as has been stated, the application of the untreated siftings was followed by the appearance of the characteristic eruption the skin to which the chloroformized siftings were applied remained perfectly normal. We inferred, therefore, that the essential causative factor residing in the straw had been killed by the chloroform fumes. Careful scrutiny of some of the fresh siftings from the straw disclosed the presence of a small almost microscopic mite. Five of these mites were fished out, placed in a clean watch crystal and then applied to the axilla of another volunteer. At the end of about 16 hours following this application 5 of the characteristic lesions appeared on the area to which the mites had been applied.

We established, therefore, that the minute mite which we fished out of the straw siftings was the factor in the straw that was responsible for the production of the eruption. This mite was identified for us by Mr. Nathan Banks, expert in acarina of the United States Bureau of Entomology, as very close to, if not identical with, *Pediculoides ventricosus*.

We have encountered the disease only between the months of May and October, in Philadelphia and its vicinity. A patient with this affection was exhibited by one of us before the American Dermatological Association in June, 1909. Prominent dermatologists from Boston, Baltimore, New York, Chicago, St. Louis, San Francisco, and London stated that they were unfamiliar with the clinical picture presented.

Eruption.—The disease is characterized, as a rule, by an eruption consisting of wheals, nearly all of which are surmounted by a central vesicle, which very rapidly acquires turbid and later pustular contents. This is the peculiar and characteristic lesion of the affection. Instead of frank wheals, the primary efflorescences may be erythemato-urticarial spots or papulo-urticarial lesions. They vary in size from a lentil seed to a finger nail, and are rounded, oval, or irregular in shape. They are of a warm rose color, but only rarely exhibit the pinkish white anemic area seen in the lesions of ordinary "hives." The central vesicle is usually minute, not exceeding a pin head in size; in other cases it may be larger, acquiring the dimensions of a lentil seed or pea.

The eruption is more or less profuse and usually extends over the neck, chest, abdomen, and back, and in a lesser degree over the arms and thighs. Scattered lesions are often observed on the face, forearms, and legs, but the hands and feet are nearly always free. The extent of the eruption and the size of the individual lesions are apt to bear an inverse proportion to each other. In the most profuse eruptions 10,000 or more lesions may be present. In some cases the eruption described may undergo modification and later present patches conforming to the type of erythema multiforme. There are, therefore, 3 varieties of eruption (*a*) urticaria vesiculo-pustolosa, (*b*) erythema multiforme, (*c*) varicelloid type with large central vesicle or pustule.

The eruption is accompanied in well-pronounced cases by the most intolerable itching, which for obvious reasons is worse at night and may seriously interfere with sleep. The pruritis may lead to violent scratching with the production of excoriations.

Systemic symptoms.—Some patients with profuse eruptions have an elevation of temperature varying from 99° F. to 102° F. There may also be at times malaise and anorexia, although as a rule patients do not complain of feeling ill and rarely seek their bed. There is, in some patients, a moderate enlargement of the subcutaneous lymph glands. In 3 instances transient albuminuria was observed.

The affection is apt to be confounded with ordinary "hives" or urticaria, chickenpox, and scabies. We have known many such errors of diagnosis to have been made. In one case with a particularly profuse eruption, the patient was under suspicion of suffering from smallpox.

We have received a number of letters from laymen and physicians in Pennsylvania and Ohio alleging that farmers commonly develop a hive-like eruption after contact with oat straw and rye straw, and that these are therefore not used for bedding. There are several references in foreign literature to mites of the genus *Pediculoides* in grains attacking man and producing cutaneous lesions.

Treatment.—The mattress may be exposed to sulphur fumes, to steam, or to formaldehyde in a vacuum chamber to kill the mite. For the relief of the itching and the cure of the cutaneous condition the following has been found efficacious:

℞

Betanaphtol	gr. xxx
Sulphur. praecip.	ʒi
Adipis benzoat	ʒi

Ordinarily the itching will subside within 12 to 36 hours and the eruption will disappear in about a week or ten days. Where, however, the cause is not recognized and the use of the mattress is continued we have known patients to suffer severely for periods of from 3 to 7 weeks, when gradual subsidence and recovery would take place.

We have known patients to be obliged at times to discontinue their daily work owing to loss of sleep and the distress due to itching. Other patients were compelled by their employers to cease work owing to the suspicion of contagion and the opprobium attaching to the presence of a profuse eruption.

A more exhaustive report of this investigation will, it is hoped, be published later.

O

A NEW TREMATODE (STYPHLODORA BASCANIENSIS) WITH A BLIND LAURER'S CANAL

BY

JOSEPH GOLDBERGER

Passed Assistant Surgeon, U. S. Public Health and Marine-Hospital Service

No. 1817.—From the Proceedings of the United States National Museum, Vol. 40, pages 233–239

Published April 11, 1911

Washington
Government Printing Office
1911

A NEW TREMATODE (STYPHLODORA BASCANIENSIS) WITH A BLIND LAURER'S CANAL.

By JOSEPH GOLDBERGER,
Passed Assistant Surgeon, U. S. Public Health and Marine-Hospital Service.

While studying the helminthological collections in the U. S. National Museum, I found three toto mounts, one series of frontal sections, and six specimens in glycerine-alcohol all of one species of a trematode from the liver of a *Bascanion constrictor* collected by Dr. Albert Hassall near Alexandria, Virginia, on July 13, 1892. One of the toto mounts was presented to Prof. Ch. Wardell Stiles by Doctor Hassall, while the remaining specimens form a part of the Hassall collection.

For the privilege of studying this material I am indebted to both Doctor Hassall and Professor Stiles.

EXTERNAL CHARACTERS.

Size.—The specimens in alcohol vary in length from 3.8 to 4.88 mm. and in width from 1.72 to 2.92 mm.; the three mounted specimens vary from 3.7 to 5 mm. in maximum length and from 2 to 3 mm. in maximum width.

Color.—The worms in alcohol are of an olive green tint with a dark area corresponding to the egg-distended uterine coils.

Form.—The body is dorso-ventrally flattened; in ventral view it is oval in outline with a somewhat attenuated, bluntly pointed oral end and a bluntly rounded caudal margin. A transverse section near the cephalic end is subcircular in outline; farther caudad transverse sections are elliptical with relatively very short dorso-ventral diameter. Thus, a transverse section in the testicular zone of one specimen measures 1.42 mm. in transverse diameter and 0.375 mm. in dorso-ventral diameter.

Surface.—The surface cuticle is thin, measuring about 4 μ in thickness and is armed with delicate spines. The spines are not very numerous and do not appear to be uniformly distributed, being very

sparse or altogether absent at the caudal pole. In the median line of the venter, at about the junction of the cephalic with the middle third of the body length, is the circular aperture of the acetabulum. At a point about the acetabular diameter cephalad of the cephalic

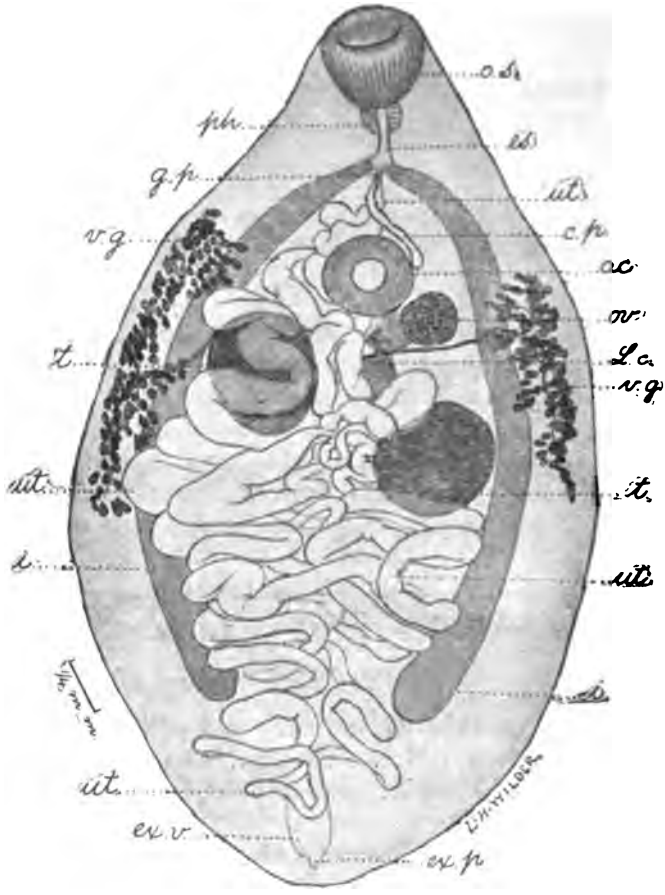


FIG. 1.—VENTRAL VIEW SHOWING TOPOGRAPHY. *ac.*, ACETABULUM; *c. p.*, CIRRUS POUCH; *es.*, ESOPHAGUS; *ex. p.*, EXCRETORY PORE; *ex. v.*, EXCRETORY VESICLE; *g. p.*, GENITAL PORE; *i.*, INTESTINE; *L. c.*, LAURER'S CANAL; *o. s.*, ORAL SUCKER; *ov.*, OVARY; *ph.*, PHARYNX; *t.*, TESTIS; *ut.*, UTERUS; *v. g.*, VITELLARIA. FROM A PRESS PREPARATION. ENLARGED. ORIGINAL.

margin of the acetabulum and in or very slightly to the right of the median line is the genital pore.

Acetabulum.—The acetabulum varies in diameter in four sectioned specimens between 0.270 and 0.345 mm. It is of a loose-meshed structure like that in *Athesmia foxi*.[1] Its aperture appears to be somewhat smaller than that of the mouth.

[1] Goldberger and Crane, 1911.

INTERNAL ANATOMY.

Digestive tract.—The oral aperture is ventro-terminal in position, circular in outline, and somewhat larger than the aperture of the acetabulum. It leads into a well-developed oral sucker. The latter, measured in sections, varies between 0.420 and 0.435 mm. in maximum longtidudinal, 0.300 and 0.315 mm. in maximum dorso-ventral, and between 0.300 and 0.360 mm. in maximum transverse diameter. It is therefore somewhat larger than the acetabulum. Its structure

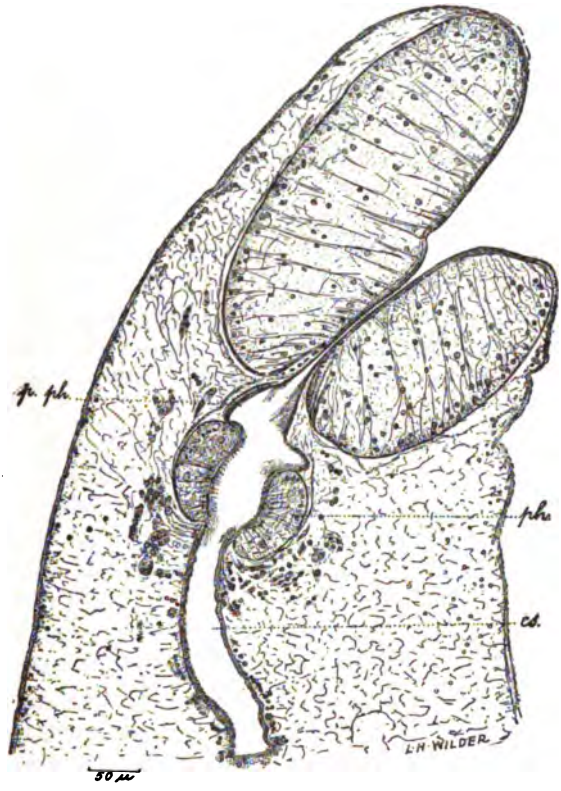


FIG. 2.—SAGITTAL SECTION TO SHOW PREPHARYNGEAL ATRIUM. *p. ph.*, PREPHARYNX. (FOR OTHER LETTERING SEE FIG. 1.) ENLARGED. ORIGINAL.

is of the same loose-meshed character as the acetabulum. Attached to the base of the oral sucker is a relatively roomy prepharyngeal atrium or prepharynx (fig. 2). This is succeeded by a pharynx that measures about 0.105 mm. in longitudinal diameter. Around the base of the latter is an accumulation of gland cells. In its turn the pharynx is succeeded by an esophagus that forks laterally into the intestinal ceca at a point just cephalad of the level of the genital pore. The intestinal ceca pass caudad paralleling the lateral body margins, to terminate in slightly separate planes at about the level of junction

of the penultimate with the caudal fifth of the body length. The ceca are narrowest at the esophageal ends; their diameter increases slightly in the direction of their cecal extremities. The oral sucker, prepharynx, pharynx, and esophagus are lined with a cuticular layer; the intestinal lumen is lined by a layer of large cubical epithelial cells.

Genital system—Male organs.—The testes are in the intercecal area in a zone slightly preequatorial. They are placed one to the right and the other to the left of the median sagittal plane, near the mesial or mesio-ventral aspect of the corresponding gut, but not abutting the field of the latter, although in press preparations they may appear to do so (as for instance in fig. 1 drawn from a press preparation). The testicular zones overlap more or less, but do not coincide, and their fields are separate. The cephalically placed testis may belong to the right or to the left side; in four of seven specimens studied the right testis is in advance, in three it is the left. The testes are irregularly globular in form, without surface indentations, approximately equal in size, and measure about 0.195 mm. in diameter. A relatively stout-walled vas efferens springs from the cephalic aspect of each. Each vas passes mesio-cephalad assuming a position close to the dorsal aspect of the corresponding ramus of the excretory vesicle. The vas of the side in which the ovary is placed passes in its course in close relation first to the ventral aspect of the globular cecal end of Laurer's canal, then close to the ventral aspect of the receptaculum seminis; later it passes close to the mesial aspect of the ovary, between the latter and the shell gland. Cephalad of the shell gland, the vas tends toward the axial region to meet and unite with its fellow at the base of the cirrus pouch. The cirrus sac is an elongate cylindrical thin-walled structure measuring about 0.525 mm. in length and about 0.105 mm. in maximum diameter. It incloses a slightly coiled vesicula, a short prostatica, and a protrusile cirrus. With the cirrus retracted the ductus ejaculatorius discharges into an atrium which also receives the vagina. The pouch lies dorso-cephalad of the acetabulum, its axis directed obliquely cephalo-ventrad. In press preparations (fig. 1) the pouch appears to take a somewhat curved (crescentic) course laterally of the acetabulum somewhat as described and pictured by Looss [1] for *Styphlodora solitaria;* in sections, however, one finds that the pouch, although submedian, is, as here described, dorso-cephalad, not lateral of the acetabulum. The base of the pouch is in a plane slightly cephalad of the caudal margin of the acetabulum.

Female organs.—The ovary is a globular body, somewhat smaller than the acetabulum and considerably smaller than the testes; it is placed to one side of the median plane in a zone that abuts or slightly overlaps the acetabular zone cephalically, and is separated to a variable extent from the zone of the cephalically placed testis, caudally.

[1] 1902, p. 506, fig. 24.

It is placed in the same side of the intercecal area as is the caudally placed testis within whose field the ovarian field falls. The oviduct springs from the dorso-mesial aspect of the ovary and tends dorso-mesially and caudad. Almost immediately after its origin it receives a short duct from the receptaculum seminis; a little beyond this point it gives off a duct that passes caudad close to the ventral aspect of the receptaculum seminis at the level of the caudal margin of which it dilates into a globular body of about the size of the ovary (fig. 3). This duct corresponds, in its relation to the oviduct, and in its structure, to Laurer's canal, but instead of passing to and opening on the surface it ends in the manner described for Laurer's canal in *Aspidogaster conchicola*. The globular cecal end of this canal contains spermatozoa, sperm-morulas, round deeply staining bodies suggesting nuclei and a few vitelline cells. Immediately after the origin of

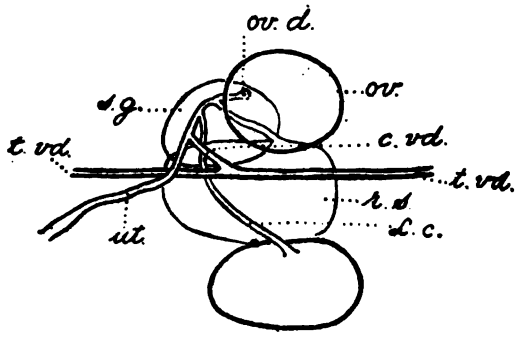


FIG. 3.—DIAGRAM TO SHOW RELATIONS OF LAURER'S CANAL AND ITS GLOBULAR END. *c. vd.*, COMMON VITULLO-DUCT; *ov. d.*, OVIDUCT; *r. s.*, RECEPTACULUM SEMINIS; *s. g.*, SHELL GLAND; *t. vd.*, TRANSVERSE VITELLO-DUCT. (FOR OTHER LETTERING SEE FIG. 1.) ORIGINAL.

Laurer's canal the oviduct enters an ill-defined, irregular mass of cells forming the shell-gland within which it is joined by the common vitelloduct to form the ootype. The shell gland lies close to the mesial and mesio-dorsal aspect of the ovary and close to the ventral aspect of the receptaculum seminis. The seminal receptacle is an ovoid structure somewhat larger than the ovary close to the dorso-caudal aspect of which it lies; it is filled with spermatozoa. The uterus, a continuation of the ootype, emerges from what may be regarded as the ventral aspect of the shell gland, passes ventrad, then caudad. The uterine coils extend to quite near the caudal margin; they fill the posttesticular portion of the intercecal area and its extension caudad. There is a descending and an ascending uterine limb that may be distinguished by the difference in the tint of the contained eggs, the eggs in the ascending limb being the darker. Both limbs form transverse coils in adjacent (right and left) lateral

fields that are distinct, but dovetail to some extent. In one of the preparations one of the transverse coils of the ascending limb lies on the opposite side, among the coils of the descending limb. As the uterus enters the testicular zone its coils fill the area between the testes, encroaching to some extent on the testicular fields; then it ascends laterally of the mesial aspect of the ovary to assume a more simple course cephalad of the latter and dorsally of the cirrus sac to discharge finally into the genital atrium.

The vitellaria, consisting of a moderate number of groups of a well-developed follicles, are situated ventro-laterally of the intestinal ceca in a zone the cephalic limit of which is a plane slightly caudad of the cephalic margin of the acetabulum and the caudal limit, the plane of the caudal margin of the caudal testis. In one of the preparations the grouping of the follicles is very clearly evident; each gland in this specimen appears to be made up of nine groups. A duct leaves each group of follicles; these ducts unite to form one or two secondary yolk ducts that leave each gland to pass toward the axial region dorsally of the gut. When two ducts leave the gland they unite later to form a single transverse vitelloduct. The transverse duct of one side unites with its fellow of the other side close to the ventro-caudal aspect of the shell gland to form a common duct. The common duct passes cephalo-dorsad into the shell gland to unite with the oviduct as already described (fig. 3).

Excretory system.—The excretory bladder is roomy and is in the form of a Y. The lateral stems are short; beginning at about the level of the cephalic margin of the globular cecal end of Laurer's canal they unite at the level of its caudal margin to form the median stem. This passes caudad in the intercecal area dorsally of the folds of the uterus and between the testes to near the caudal margin, terminating by a short duct that discharges on the dorsal surface at a point slightly removed from the caudal margin.

SYSTEMATIC POSITION.

From the foregoing description it will be seen that in the topographic relations of its organs this worm conforms to the diagnosis of the genus *Styphlodora* Looss.[1] I therefore place this worm in this genus under the name of *Styphlodora bascaniensis*. It stands close to *Styphlodora solitaria* Looss, from which, however, it differs in several respects most notably in that Laurer's canal instead of opening on the dorsum terminates blindly. This peculiarity of Laurer's canal has heretofore been noted, so far as I am aware, only in one other trematode, namely, *Aspidogaster conchicola*.

The specific diagnosis of *Styphlodora bascaniensis* may be summarized as follows:

[1] 1902, p. 507.

Specific diagnosis.—Dorso-ventrally flattened, oval distomes with bluntly pointed oral and rounded caudal margin, 3.8 to 4.88 mm. long by 1.72 to 2.92 mm. wide. Cuticle 4μ thick, armed with delicate spines which are few or absent at caudal pole; acetabulum at junction of cephalic and middle third of body; genital pore the length of acetabular diameter preacetabular, submedian. Oral aperture ventro-terminal, larger than acetabular aperture; oral sucker larger than acetabulum; pharynx present with prepharyngeal atrium; esophagus short, forks just cephalad of level of genital pore; ceca terminate at level of junction of penultimate with caudal fifth of body length.

Testes irregularly globular, smooth, equal, right and left, pre-equatorial, postacetabular, in intercecal area; testicular zones overlap, fields are separate. Cirrus pouch present, dorso-cephalad of acetabulum; incloses a vesicula, a short prostatica and a protrusile cirrus.

Ovary is globular, smooth, smaller than acetabulum or testis, submedian; ovarian zone abuts or overlaps caudal limit of acetabular zone. Laurer's canal present, but terminates in a blind globular end. Receptaculum seminis present, large. Uterus with descending and ascending limb in separate, right and left, adjacent fields, extends to near caudal margin, intercecal. Vitellaria ventro-lateral of ceca; follicles in groups extend from slightly caudad of cephalic margin of acetabulum to plane of caudal margin of caudal testis. Excretory bladder roomy, Y shaped. Excretory pore dorso-subterminal.

Habitat.—Liver of *Bascanion constrictor*, Virginia, U. S. A.

Type.—Cat. No. 7326, U.S.N.M.; cotypes No. 5863 and No. 7112.

REFERENCES.

BRAUN, 1892.—Vermes, Bronn's Klass. u. Ordnung. d. Thier-Reichs. Leipzig, vol. 4, Abth. Ia; Lief. 21-23, pp. 715-716.

GOLDBERGER and CRANE, 1911.—A new species of *Athesmia* from a monkey. Bull. No. 71, Hyg. Lab. U. S. Publ. Health & Mar.-Hosp. Serv., Washington.

LOOSS, 1902.—Ueber neue und bekannte trematoden aus Seeschildkröten. Zool. Jahrb., Jena, Abth. f. Syst., vol. 5, pp. 411-894.

STAFFORD, 1896.—Anatomical structure of *Aspidogaster conchicola*. Diss. (Leipzig.)

VOELTZKOV, 1888.—*Aspidogaster conchicola*. Arb. a. d. zoolzootom. Inst. in Wurzburg, Wiesbaden, vol. 8, pp. 249-289.

Bibliographic citations are from Stiles and Hassall's Index Catalogue of Medical and Veterinary Zoology (Authors: Bull. 39, Bureau of Animal Industry; Trematoda: Bull. 37. Hygienic Laboratory, U. S. Pub. Health & Marine-Hosp. Serv., Washington, D. C.).

Die Askarisvergiftung.

Von Prof. Dr. R. Goldschmidt in München.

Sonderdruck aus der Münchener medizinischen Wochenschrift
No. 38, 1910.

(Verlag von J. F. Lehmann in München.)

Die Askarisvergiftung.

Von Prof. Dr. R. Goldschmidt in München.

Die Krankheit, von der im folgenden die Rede sein soll, ist nicht die Wurmkrankheit, an der Parasitenträger zu leiden haben, sondern die heftigen Symptome, die an Personen zur Erscheinung kommen, die — meist zu wissenschaftlichen Zwecken — mit Askariden in lebendem Zustand zu tun haben. Die Krankheitserscheinungen sind nicht nur für den höchst unangenehm, der unter ihnen zu leiden hat, sondern sind auch deshalb zu bedauern, weil sie schon manchem Forscher das Arbeiten mit dem für so viele Probleme unersetzlichen Material zur Unmöglichkeit gemacht haben. Ich selbst gehöre zu der letzteren Kategorie, nachdem ich jahrelang alle die zu schildernden Unannehmlichkeiten erduldete. Wenn ich als Nichtmediziner im folgenden einiges Material über den Gegenstand zusammenstelle, so hat es vor allem den Zweck, die Herren Pharmakologen auf das Objekt aufmerksam zu machen, das sicher einer Untersuchung aus den Gesichtspunkten dieser Wissenschaft heraus würdig wäre.

Den Fachgenossen ist schon lange bekannt, dass lebende Askariden, noch mehr aufgeschnittene Tiere, einen abscheulichen Geruch ausströmen, der sich, wenn auch in vermindertem Massstab, auch im Spiritus erhält und in diesen übergeht. Linstow bezeichnet den Geruch als pfefferartig, ein Vergleich, der mir aber nicht zuzutreffen scheint für den absonderlichen ätzend-aromatischen Duft, dem ich an Widerwärtigkeit wenig gleichzusetzen wüsste. Es liegen nun auch bereits in der Literatur eine ganze Anzahl Angaben darüber vor, dass diese Ausdünstungen der Tiere besonders auf die Schleimhäute des Menschen einen höchst giftigen Einfluss ausüben, der durch Berührung mit dem flüssigen Inhalt der Leibeshöhle noch bedeutend verstärkt wird. So berichten darüber Miram, Cobbold, Huber, Leuckart, Bastian. Raillet machte an sich selbst die Erfahrung, indem er bei Sektionen frischer Askaris Schwellungen der Augen und der

Tränenkarunkeln, Niesen, Uebelkeit, Anschwellung der Finger bekam. Linstow hatte das Unglück, etwas vom Giftstoff mit der Konjunktiva in Berührung zu bringen, worauf eine äusserst heftige Konjunktivitis mit Chemosis eintrat, die erst nach geraumer Zeit beseitigt werden konnte. Arthus und Chanson berichten von 3 Fällen, in denen nach Zergliedern von Askariden Stechen in den Augen, Anschwellung, Halsschmerzen, Stimmlosigkeit eintrat. Sie kontrollierten denn auch die giftige Wirkung der Würmer, indem sie von deren Leibeshöhlenflüssigkeit Kaninchen injizierten; 2 ccm genügten, um die Tiere in 10 Minuten zu töten.

Ich selbst besitze nun über den Gegenstand eine ziemliche Erfahrung, da ich seit 9 Jahren, die ich mit den Würmern arbeite, die Wirkung am eigenen Leibe verspüre. Auf meine Anfrage teilten mir ausserdem eine Anzahl Kollegen ihre Leidensgeschichten mit, wozu die Beobachtungen von Praktikanten des zoologischen Instituts kommen, so dass ich über eine beträchtliche Anzahl von „Fällen", gegen 20, verfüge [1]).

Zunächst ist, wenn ich von den Fällen der Berührung mit Askarissaft absehe und mich nur auf die Wirkung der Ausdünstung beschränke, eine grosse Verschiedenheit in der Empfindlichkeit zwischen den einzelnen Menschen zu beobachten. Ziemlich häufig scheint es zu sein, dass einmaliges Arbeiten mit den Tieren nicht weiter schadet. Prof. B. bemerkt, dass seine Assistenten und sein Präparator unempfindlich seien, auch hört man von Studenten selten klagen, was aber wohl daher kommt, dass sie meist mit Spiritusmaterial arbeiten, ausserdem, wenn die Erscheinungen nicht zu heftig sind, sie wohl gar nicht auf den Gedanken kommen, dass hier die Ursache für Konjunktiviten und dergl. liegen könnte. Es gibt aber auch Leute, die dauernd immun sind. So arbeitet einer meiner Schüler seit Monaten dauernd mit Askaris, die er stets lebend öffnet, bringt bei seiner Kurzsichtigkeit Nase und Augen dicht an die Tiere heran und verspürt dennoch keinerlei Wirkung. Er ist allerdings unter meinen Bekannten, die längere Zeit mit Askaris arbeiteten, der einzige, der solche Immunität besitzt.

In der Regel scheint die Wirkung eine derartige zu sein, dass sie anfangs nur sich in den gleich zu nennenden leichteren Erscheinungen äussert und sich dann bei längerem Arbeiten mit dem Objekte immer mehr steigert, so dass sie schliesslich zu ganz bösartigen Erscheinungen führt. Hand in Hand damit steigert sich natürlich auch die Empfindlichkeit. So schreibt mir Prof. B.: „Da die Entzündung immer stärker auftrat und mich mehrere Tage sehr störte, habe ich es schon

---

[1]) Ich bin von auswärtigen Herren, insbesondere den Herren Proff. Boveri und zur Strassen, sowie Frl. Dr. Hamburger für ausführliche Mitteilung ihrer Beobachtungen verpflichtet.

seit Jahren aufgegeben, einen Spulwurm selbst zu präparieren." Und Prof. S.: „Unter den üblen Düften der Askaris habe auch ich gelitten und zwar in steigendem Masse. Früher merkte ich nichts besonderes. Zuletzt war meine Empfindlichkeit so gross, dass ich einfach aufgeben musste, mit dem Objekt zu arbeiten . . . Obwohl mein Arbeitszimmer eifrig gelüftet wurde, brauchte ich wochenlang nach Abschluss der Arbeit nur hineinzugehen, so fing das Niesen und Hüsteln an. Mein Widerwille gegen die Bestie ist jetzt so stark, dass ich um die Praktikanten, die sie im Kurs verarbeiten, in weitem Bogen herumgehe, und dass ich eine geplante neue Untersuchung, zu der ich mir das Material schon bestellt hatte, zweimal feige hinausgeschoben habe." Ganz entsprechend ging es mehreren hiesigen Kollegen wie mir selbst. In den ersten Jahren litt ich nur an den leichten Erscheinungen, die allerdings chronisch wurden. Dann kamen allmählich immer schlimmere Zustände und schliesslich genügte das Oeffnen eines Tieres, um gleich das Maximum auszulösen. Jetzt brauche ich nur am Platz eines Praktikanten, der eine Askaris öffnet, vorbeizugehen, um sofort alle Symptome auftreten zu sehen. Ein weiteres Arbeiten mit dem Tier ist mir eine physische Unmöglichkeit.

Die Symptome selbst äussern sich bei den einzelnen Menschen sehr verschieden. Sehr verbreitet ist die Wirkung auf die Augen, Konjunktivitis und Tränen. So bemerkt Prof. B. und Dr. M., dass ihre Frauen ihnen schon beim Eintreten zu Hause ansahen, wenn sie mit Askaris gearbeitet hatten. Andere Individuen, wie ich z. B. selbst, haben das aber niemals verspürt. Dafür werden bei ihnen vor allem die Schleimhäute angegriffen. Die Anfangssymptome sind meist Niesen; dies, ausartend in einen chronischen Nasen- und Rachenkatarrh, war bei mir lange Zeit das Hauptsymptom. Auf einer weiteren Stufe kommen dazu Katarrhe aller Schleimhäute und vor allem ein böser Husten und Asthma. Ich selbst, wie andere Kollegen, litt an heftigen Asthmaanfällen mit krampfartigem Husten, die typisch gegen Morgen oder schon in der Nacht auftraten. Meine Empfindlichkeit war zum Schluss derart, dass die Präparation eines Tieres genügte, um mir wochenlang derartige Anfälle zu verschaffen, die sich dann täglich früh von 4—5 Uhr einfanden. Andere Kollegen, wie Prof. S., verbanden damit auch noch Uebelkeit und Brechreiz. Es ist recht bemerkenswert, dass die Asthmaanfälle sich stes mit grosser Pünktlichkeit einstellen. Bei mir war es früh 4—5 Uhr, bei Bastian 5—6 Uhr, bei Koll. Marcus abends vor Schlafengehen. Letzterer wandte übrigens mit gutem Erfolg dann Asthmazigaretten an.

Nun gibt es auch noch Menschen, die von Anfang an in solchem Masse empfindlich sind, dass bei ihnen die erstmalige

Präparation eines Individuums genügte, um langwierige Folgeerscheinungen zu zeitigen. Der stärkste mir bekannte derartige Fall ist der von Frl. Dr. Hamburger, der im folgenden nach ihrem eigenen Bericht mitgeteilt sei:

„Am Morgen des 8. Dezember 1909 erhielt ich vom Mannheimer Schlachthof frische Ascaris megalocephala. Die Präparation wurde sofort morgens um 9 Uhr begonnen und mit grosser Vorsicht ausgeführt, da Herr Geh.-Rat Bütschli mich, nach seinen eignen früheren Erfahrungen, davor gewarnt hatte, etwas von der Leibeshöhlenflüssigkeit der Askaris in meine Augen zu bringen.

Die Anfertigung des Präparats inkl. Befestigung auf einer Glasplatte etc. zog sich bis gegen Mittag hin. Ich hatte wohl 2—2½ Stunden damit zu tun gehabt, ohne jedoch, ausser durch meine Hände, in direkte Berührung mit dem Tier gekommen zu sein. Es war weder von der Leibeshöhlenflüssigkeit etwas in mein Gesicht oder gar in meine Augen gespritzt, noch kann durch Vermittlung der Hände eine Uebertragung stattgefunden haben, da ich, wie gesagt, vorher gewarnt war und bei Unterbrechung der Arbeit die Hände stets sehr sorgfältig reinigte. Trotzdem stellte sich noch am Vormittag ein heftiger Niesreiz ein, der die Arbeit öfters unterbrach und am Mittag gesellte sich dazu ein heftiges Jucken in den Augen und Hustenreiz[2]). Da diese Erscheinungen auch die zwei kommenden Tage nicht gewichen waren, suchte ich die hiesige Halsklinik auf, ich wurde mit Nasen- und Kehlkopfspiegel eingehend untersucht, wobei festgestellt wurde, dass die Schleimhäute von Nase und Kehlkopf gerötet seien, das Krankheitsbild aber ein wesentlich anderes wäre als bei einem gewöhnlichen Infektionsschnupfen resp. Kehlkopfkartarrh. Da aber die Erscheinungen den Eindruck machten, dass sie im Schwinden seien und ausserdem eine derartige Erkrankungsursache dem untersuchenden Arzte völlig fremd war, wurde von einer Behandlung abgesehen und nur zur Linderung des Hustenreizes, der besonders nachts unangenehm quälend auftrat, Kodein verordnet. Am nächsten Tage, also dem dritten nach der Infektion, stellte sich, neben dem starken Juckreiz, in den Augen eine so heftige Anschwellung, erst der einen, dann auch der andern Plica semilunaris ein, dass dieselben wie dicke Blasen aussahen und das Sehen behinderten; ich war daher gezwungen, einen Augenarzt aufzusuchen. Die Schwellung der Plicae war bei Beginn der Konsultation, die erst einige Stunden später stattfand, schon merklich zurückgegangen; es wurde jedoch eine heftige Konjunktivitis festgestellt und dagegen Kokain verordnet, was recht gute Dienste leistete und die Augenbeschwerden schon nach wenigen Tagen beseitigte. Auch der Schnupfen schwand im Laufe der nächsten Woche, bis auf ganz regelmässig jeden Morgen wiederkehrende, etwa ½ Stunde dauernde sehr heftige Niesanfälle.

Die Beschwerden im Hals wurden jedoch immer unangenehmer; ich konnte zwar meiner Tätigkeit nachgehen, aber der Husten besserte sich nicht. Bei einer erneuten Kehlkopfuntersuchung erwies derselbe sich auch als geheilt, dagegen stellten sich andere Beschwerden ein,

---

[2]) Der im gleichen Zimmer, aber nicht in unmittelbarer Nähe der Askaris arbeitende Kollege Schröder wurde durch den unangenehmen Geruch, der seine Augen stark reizte und ihm Kopfschmerzen verursachte, veranlasst, das Zimmer sehr bald zu verlassen.

die ich zu Anfang kaum beachtet hatte, die aber immer quälender wurden. Besonders pflegte gegen Abend, nachdem ich mehrere Stunden im Institute gearbeitet hatte, der Husten mit besonderer Heftigkeit aufzutreten; und ferner hörte man beim Atmen deutliche Nebengeräusche, die sich im Laufe des Abends bis zu lautem Pfeifen steigerten. Der Schlaf wurde durch Husten und Atembeschwerden unterbrochen und die horizontale Lage im Bett oft ganz unmöglich.

Am 22. Dezember entschloss ich mich einen Kliniker zu konsultieren, welcher Bronchialasthma diagnostizierte und Morphium verschrieb, das die Beschwerden sehr bald beseitigte, so dass während der Weihnachtsferien mein Befinden ein sehr gutes war, da auch der Husten ganz schwand. Ich ging fleissig spazieren, wurde gut verpflegt und mein allgemeiner körperlicher Zustand, der durch die vielen schlaflosen Nächte sehr heruntergekommen war, besserte sich schnell. Am 8. Januar nahm ich meine Institutstätigkeit wieder auf, musste sie aber nach wenigen Tagen wieder aufgeben, da Asthma und Husten mit etwas Fieber sich wieder einstellten.

Um die Bronchien gründlich auszukurieren, musste ich 14 Tage das Bett hüten. Priessnitz-Umschläge um die Brust und regelmässige Atemübungen waren die einzigen ärztlichen Anordnungen, die ich zu befolgen hatte. Nach 3 Wochen, gegen Ende Januar, versuchte ich von neuem meine Arbeit aufzunehmen, aber schon am ersten Abend nach der Heimkehr vom Institut war das Asthma wieder da. Ich versuchte einige Tage es zu überwinden, aber leider merkte ich sehr bald, dass ich die Luft im Institut besonders am Nachmittag, wenn sie durch die vielen brennenden Gaslampen noch verschlechtert ist, unmöglich vertragen konnte.

Der Arzt wünschte Luftveränderung, die der ungünstigen Jahreszeit wegen zunächst nicht aufgesucht werden konnte. Ich beschränkte daher meine Institutstätigkeit auf die Vormittagsstunden und fühlte mich dabei erträglich; ganz wieder hergestellt wurde ich jedoch erst durch einen Aufenthalt in Neapel im März und April."

Das Besprochene bezog sich ausschliesslich auf die Wirkung der Ausdünstung. Viel schlimmer ist natürlich die Wirkung, wenn der Askariskörpersaft mit empfindlichen Stellen in Berührung kommt. Schon mancher Fachgenosse hat sich auf diese Weise eine heftige Konjunktivitis zugezogen. Der schlimmste mir bekannte Fall betraf den hiesigen Kollegen Dr. J., bei dem sich ¼ Stunde nach der Präparation der Askaris die Konjunktiva in Blasen abhob, eine Erscheinung, die glücklicherweise nach einem Tage wieder verschwunden war. Merkwürdig ist, dass auch bei manchen Personen die Hände, die mit dem Tier in Berührung kommen, anschwellen, wie auch Railliet fand; so bekommt Herr cand. B., der sonst gänzlich immun ist, nach der Präparation von Askaris schmerzhafte Fingerspitzen.

Typisch ist ferner die Differenz zwischen der Ascaris lumbricoides des Schweins und des Menschen und der Ascaris megalocephala des Pferdes. Letztere ist nämlich in noch viel höherem Masse giftig als erstere. Das äussert sich besonders auch darin, dass von letzterer auch noch Material

Vergiftungserscheinungen hervorruft, das schon monatelang in Spiritus lag, was ich bei Asc. lumbricoides nie beobachtete. Kollege J., der besonders empfindlich ist, bekam neulich bei der Präparation solchen Spiritusmaterials sofort eine Konjunktivitis mit starker Schwellung des Augenlides, während ich selbst den ganzen Tag Brennen in den Fingern verspürte.

In besonders charakteristischer Weise äusserte sich diese Differenz bei dem englischen Zoologen Bastian. Dieser war merkwürdigerweise gegen Asc. lumbricoides völlig immun, während ihm Asc. megalocephala schwere Leiden verursachte, die er anschaulich schilderte. Es sei daraus hervorgehoben vor allem die steigende Empfindlichkeit, die so weit kam, dass, ebenso wie bei mir, die geringste Berührung mit dem Tier die schwersten Erscheinungen hervorrief. Bemerkenswert ist, dass auch er, ebenso wie ich, schliesslich hauptsächlich unter den Asthmaattacken zu leiden hatte, die sich mit solcher Regelmässigkeit früh zwischen 5 und 6 Uhr einstellten, dass sie ihm, wie er schreibt, eine Uhr entbehrlich machten. Das gleiche habe ich ja auch erfahren. Wie aus seinem Bericht hervorgeht, gehörte Bastian zu den besonders Empfindlichen, der so ziemlich die ganze Serie der oben geschilderten Erscheinungen im Maximum durchkosten musste; auch er war gegen Spiritusmaterial, ja sogar mazerierte Präparate, empfindlich. Um so merkwürdiger ist es, dass ihm Asc. lumbricoides, die mir alle Symptome hervorrief, obwohl ich anfangs relativ wenig suszeptibel war, gar nichts anhatte.

Welches ist nun die Natur der giftigen Substanz, die alle diese Erscheinungen verursacht, und in welchem Zusammenhang steht sie mit der Physiologie der Askaris? Leuckarts Bemerkung, dass der Geruch vielleicht auf eine ölige Substanz zu beziehen sei, die in den Markbeuteln der Muskeln sich fände, hat keine Tatsachen zum Hintergrund. Bekanntlich hat nun Weinland bewiesen, dass ein Endprodukt des Askaristoffwechsels freie Valeriansäure ist und er führt den Askaridengeruch auch auf sie zurück. Völlig zutreffend kann allerdings letzteres nicht sein, da Valeriansäure allein ja keine derartigen Wirkungen ausübt und der Geruch auch ziemlich von dem der Säure verschieden ist. Es muss also noch irgend eine Substanz hinzukommen, die die giftigen Wirkungen ausübt, und die zu isolieren vielleicht gelingen würde. Es scheint, dass sie durch Alkohol zerstört wird. Denn in Spiritus aufbewahrte Würmer haben zwar ebenfalls einen abscheulichen, aber andersartigen Geruch und üben auch keine so starke Giftwirkung mehr aus.

Zum Schluss wäre noch zu erwägen, ob nicht diese giftige Ausscheidung der Würmer im wesentlichen die Ursache der schweren Störungen ist, die so vielfach bei Askaritis be-

obachtet wurden. Mir selbst scheint dies sehr wahrscheinlich, da sich gerade zeigte, wie empfindlich die Schleimhäute gegen die Ausdünstung sind und dass auch das Nervensystem (siehe Asthma) mit betroffen wird. In dieser Hinsicht dürfte eine Mitteilung von Interesse sein, deren Kenntnis ich der Freundlichkeit von Prof. zur Strassen verdanke, die mir selbst leider aber nicht zugänglich ist. Dr. Chalmers in Colombo nahm die Autopsie einer 29jährigen Tamilfrau vor, deren Darm völlig mit Askaris gefüllt war und von der Leiche sei ein unglaublicher Geruch ausgegangen (der Askarisgeruch) der vielleicht die Frau getötet hatte.

Zum Schluss sei noch darauf hingewiesen, dass, worauf mich Kollege Marcus freundlichst aufmerksam machte, die Symptome der Askaridenvergiftung in merkwürdiger Weise mit denen des Heuschnupfens übereinstimmen. Vielleicht eröffnet das Perspektiven für weitere Forschungen.

Zitierte Literatur.

Arthus et Chanson: Accidents produits par la manipulation des ascarides. La Médecine moderne 1896. — H. C. Bastian: On the Anatomy and physiology of the Nematoids, parasitic and free. Philos. Transact. 156, 1866. — Chalmers: In Spolia ceylanica. V. II, 1904. — T. L. Cobbold: Parasites. London 1879. — Huber: Einige Bemerkungen über die klinische Bedeutung von Ascaris lumbricoides. Deutsch. Archiv f. klin. Med., 7, 1870. — R. Leuckart: Die Parasiten des Menschen. Leipzig 1873—76. — v. Linstow: Ueber den Giftgehalt der Helminthen. Int. Monatsschr. f. Anat., 13, 1896. — C. E. Miram: Ueber die Lebenskraft der Eingeweidewürmer. Archiv f. Naturg., 6, 1840. — P. Raillet: Zoologie médicale. — E. Weinland: Ueber Kohlehydratzersetzung ohne Sauerstoffaufnahme bei Askaris, ein tierischer Gärungsprozess. Zeitschr. f. Biol., 42, 1901.

Redakteur:
Dr. Bernhard Spatz
Arnulfstrasse 26.

Verlag:
J. F. Lehmanns
Paul Heyse-Strasse 26

MÜNCHENER MEDIZINISCHE WOCHENSCHRIFT

ORGAN FÜR AMTLICHE UND PRAKTISCHE ÄRZTE.

Herausgegeben von

O. v. Angerer, Ch. Bäumler, O. Eversbusch, H. Helferich, L. v. Krehl, W. v. Leube, S. v. Sicherer, J. v. Michel, Fr. Moritz, Fr. v. Müller, F. Penzoldt, B. Spatz, R. Stintzing, F. v. Winckel.

Die Münchener medizinische Wochenschrift bietet, unterstützt durch hervorragende Mitarbeiter, eine vollständige Uebersicht über die Leistungen und Fortschritte der gesamten Medizin, sowie über alle die Interessen des ärztlichen Standes berührenden Fragen. Sie ist

das grösste und verbreitetste medizinisch-wissenschaftliche Blatt deutscher Sprache.

Sie bringt: **Originalarbeiten** aus allen Gebieten der Medizin. Zahlreiche hervorragende Aerzte, Universitäts-Institute, Kliniken, Krankenhäuser etc. unterstützen die Münch. med. Wochenschrift durch ihre Beiträge.

Referate und Bücherbesprechungen. Unter dieser Rubrik bringt die Münch. med. Wochenschr. zusammenfassende Referate über aktuelle wissenschaftliche Fragen, sowie Besprechungen wichtiger Einzelarbeiten und neuer Erscheinungen auf dem Büchermarkte. Unter der Rubrik „**Neueste Journalliteratur**" gibt die Münch. med. Wochenschr. allwöchentlich kurze Inhaltsangaben der jeweils neuesten Hefte fast der gesamten deutschen Journalliteratur. So werden sofort nach ihrem Erscheinen regelmässig referiert:

Deutsches Archiv für klin. Medizin. — Zeitschrift für klin. Medizin. — Zentralblatt für innere Medizin. — Beiträge zur Klinik der Tuberkulose. — Zeitschrift für Tuberkulose und Heilstättenwesen. — Zeitschrift für diätetische und physikalische Therapie. — Mitteilungen aus den Grenzgebieten der Medizin und Chirurgie. — Klinisches Jahrbuch. — Archiv für klin. Chirurgie. — Deutsche Zeitschrift für Chirurgie. — Bruns' Beiträge zur klin. Chirurgie. — Zentralblatt für Chirurgie. — Zeitschrift für orthopädische Chirurgie. — Archiv für Orthopädie, Mechanotherapie und Unfallchirurgie. — Archiv für Gynäkologie. — Zeitschrift für Gynäkologie. — Monatsschrift für Geburtshilfe und Gynäkologie. — Hegars Beiträge zur Geburtshilfe und Gynäkologie. — Zeitschrift für gyn. Urologie. — Zentralblatt für Gynäkologie. — Gynäkologische Rundschau. — Archiv für Kinderheilkunde. — Monatsschrift für Kinderheilkunde. — Jahrbuch für Kinderheilkunde. — Archiv für Verdauungskrankheiten. — Deutsche Zeitschrift für Nervenkrankheiten. — Archiv für Psychiatrie. — Allgem. Zeitschrift für Psychiatrie. — Virchows Archiv. — Zieglers Beiträge zur pathol. Anatomie. — Frankfurter Zeitschrift für Pathologie. — Archiv für experimentelle Pathologie und Pharmakologie. — Zeitschrift für experimentelle Pathologie und Therapie. — Vierteljahrsschrift für gerichtliche Medizin und öffentliches Sanitätswesen. — Archiv für Hygiene. — Zeitschrift für Hygiene. — Arbeiten aus dem kais. Gesundheitsamte. — Soziale Medizin und Hygiene. — Monatsschrift f. d. physikal. diätetisch. Heilmethoden. — Berliner klin. Wochenschrift. — Deutsche medizinische Wochenschrift. — Korrespondenzblatt für Schweizer Aerzte. — Wiener klin. Wochenschrift.

Die Literatur der medizinischen Spezialfächer wird ca. vierteljährlich, die ausländische in monatlich erscheinenden Uebersichten unter Zusammenfassung der praktisch wichtigsten Erscheinungen, referiert. Die hier besprochene Rubrik bietet einen Ueberblick über die medizinische Journalliteratur, wie er in gleicher Ausdehnung von keiner anderen Zeitschrift gegeben wird; sie ersetzt dem prakt. Arzt ein reich ausgestattetes Lesezimmer; sie hat sich daher auch von ihrer Begründung an grossen Beifalls seitens der Leser erfreut.

Berichte über ärztliche Kongresse und Vereine. Die Münch. med. Wochenschr. bringt die offiziellen Protokolle sowie regelmässige Originalberichte über die hervorragendsten med. Gesellschaften Deutschlands: ferner über die Naturforscher-Versammlungen, über die Kongresse für innere Medizin, für Chirurgie, für Gynäkologie etc. etc. In gleicher Weise wird über die Verhandlungen der bedeutendsten ausländischen gelehrten Gesellschaften berichtet.

Kleinere Mitteilungen verschiedenen Inhalts, therapeutische und tagesgeschichtliche Notizen, Hochschulnachrichten, Personalnachrichten, Amtliche Erlasse, Gesetze und Verordnungen etc. vervollständigen den Inhalt des Blattes.

Die der Münch. med. Wochenschr. beigegebene Gratis-Beilage „**Galerie hervorragender Aerzte und Naturforscher**" bringt bei gegebener Gelegenheit, wie Jubiläen, Todesfällen, die Porträts besonders verdienter Männer in sorgfältig ausgeführten Kunstblättern. Bisher sind 273 Porträts erschienen.

Bezugsbedingungen: Die Münchener med. Wochenschrift kostet im Vierteljahr in Deutschland direkt vom Verlag sowie bei allen Postanstalten und Buchhandlungen Mk. 6.—, nach dem Auslande Mk. 8.—, nach Oesterreich-Ungarn und Luxemburg Mk. 7.—. Billiger und zu empfehlen ist der Bezug durch die Postämter in Belgien (Frk 8.08), Dänemark (Kr. 6.07), Italien (Lire 8.68), Luxemburg (Mk 6.52), Niederlande (Fl. 4.15), Norwegen (Kr 5.93), Oesterreich-Ungarn (Kr. 7.32), Rumänien (Frk. 9.—), Russland: in Städten mit Zeitungspostämtern Rubel 2.85, bei den übrigen Postanstalten ohne Zustellgeb. Rubel 3.05, Schweden (Kr. 5.95), Schweiz (Frk. 8.05.

J. F. Lehmanns Verlag, München, Paul Heyse-Strasse 26

E. Mühlthaler's Buch- und Kunstdruckerei A.G., München.

Überreicht vom Verfasser.

Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen.

(Histologische Untersuchungen an Nematoden II.)

Von

Richard Goldschmidt.

Mit 6 Tafeln und 16 Abbildungen im Text.

Abdruck

aus den

Zoologischen Jahrbüchern.

Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere.

Herausgegeben von Professor Dr. J. W. Spengel in Gießen.

Einundzwanzigster Band. Heft 1. 1904.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

1904.

DR. ALEXANDER GOETTE

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen.

(Histologische Untersuchungen an Nematoden II.)

Von

Richard Goldschmidt.

(Aus dem Zoologischen Institut in München.)

Mit Tafel 1—6 und 16 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung.

II. Beschreibender Teil.

A. Befunde an *Ascaris*.

a) Epithelmuskelzellen des Oesophagus.

1. Der Bau des Oesophagus.
2. Der Chromidialapparat der Oesophaguszellen.

b) Die Körpermuskelzellen.

1. Bau der Muskelzellen.
2. Der Chromidialapparat der Muskelzellen.
   - α) Die Körpermuskelzellen.
   - β) Die Muskeln des Spicularapparats.
   - γ) Der Dilatator des Chylusdarms.

c) Die Epithelzellen des Mitteldarms.

d) Die Drüsenzellen des Enddarms.

B. Zusammenfassung der Befunde.

III. Vergleichender Teil.
a) Die funktionellen Strukturen der Drüsenzellen.
b) Die Mitochondria und Verwandtes.
c) Trophospongium und Apparato reticolare.
d) Die Ergastoplasmalehre.
e) Vergleich mit den Befunden bei *Ascaris*.
f) Der Chromidialapparat der Protozoen.
IV. Allgemeine Schlußfolgerungen.
Literaturverzeichnis.
Tafelerklärung.

I. Einleitung.

Das Objekt vorliegender Untersuchung bildet hauptsächlich unser gemeiner Spulwurm, *Ascaris lumbricoides* L. und *A. megalocephala* CLOQU., Tiere, die nach den verschiedensten Richtungen hin das Interesse des Biologen beanspruchen. Längst schon das klassische Objekt für alle die Geschlechtszellen betreffenden Fragen, von hervorragender Bedeutung für das Studium der embryonalen Differenzierung, neuerdings auch ein wertvolles Objekt entwicklungsmechanischer Forschung und, wie WEINLAND's (1901) schöne Untersuchungen zeigten, von hervorragendem physiologischem Interesse, bieten diese beiden Parasiten auch dem Histologen nach den verschiedensten Richtungen hin ein dankbares Arbeitsfeld. Die Gewebe zeichnen sich zum Teil dadurch aus, daß sie nicht durch Zellteilung wachsen, sondern durch ungeheure Größenzunahme einer geringen Zahl von Zellen. So besteht der rund 7 cmm haltende Oesophagus aus 33 Zellen, das Exkretionsorgan aus 3 Zellen, der Enddarm, die Lippen, der Spiculaapparat aus einigen wenigen großen Zellen usw. Naturgemäß bieten diese Zellen allerlei merkwürdige Strukturverhältnisse dar. Ich habe bereits früher (GOLDSCHMIDT 1903, 1904) über die die Lippen aufbauenden und die zu den Sinnesnerven in Beziehung stehenden Riesenzellen des Vorderendes wie auch den Bau der sog. radiärgestreiften Ganglienzellen ausführlich berichtet. Hier sollen merkwürdige funktionelle Strukturen beschrieben werden, die in den verschiedensten Zellarten, Muskelzellen, Epithelzellen, Drüsenzellen etc. auftreten, also Strukturen, die in engster Beziehung zur Funktionsintensität der Zelle stehen. Es wird sich dabei zeigen, daß die bei unserm Objekt besonders typisch ausgeprägten Verhältnisse eine allgemeine Verbreitung in stark funktionierenden tierischen Zellen besitzen, und es wird so möglich sein, zahlreiche Strukturverhältnisse,

die in der neuern Zellenliteratur eine Rolle spielen, unter gemeinsamen Gesichtspunkten als Einheit zu betrachten. Einiges von den Resultaten dieser Untersuchung wurde bereits in einer vorläufigen Mitteilung (GOLDSCHMIDT 1904 b) mitgeteilt.

Da die Darstellung der den Kern dieser Abhandlung bildenden cytologischen Studien zugleich im Rahmen einer nematodenhistologischen Untersuchung geschieht, so wird es gut sein, die auf die Nematoden bezügliche Literatur im beschreibenden Teil den einzelnen Abschnitten vorangehen zu lassen und die für die zu gewinnenden allgemeinen Gesichtspunkte herbeizuziehende Zelliteratur erst im allgemeinen Teil abzuhandeln. Ebenso werden Fragen der speziellen Nematodenhistologie, die für das Verständnis unsers eigentlichen Gegenstandes von Belang sind, bisweilen dem beschreibenden Teil eingeschaltet werden, wodurch diese Abhandlung gleichzeitig einen zweiten Teil meiner „Histologische Untersuchungen an Nematoden" bildet.

Über die angewandte Technik ist nicht besonders viel zu sagen. Die Hauptsache ist gut konserviertes Material; daneben ist die Färbetechnik ziemlich unwesentlich, worin ich ganz mit VEJDOVSKY u. MRÁZEK (1903) übereinstimme. *Ascaris* ist im allgemeinen schlecht zu konservieren; ich machte die besten Erfahrungen mit Sublimatgemischen, in die möglichst kleine Stücke des lebend zerschnittenen Tieres eingelegt wurden. Trotzdem findet man immer mehr ungünstige Stücke als gute, so daß man vor allem ein großes Material verarbeiten muß. Zur Darstellung der zu beschreibenden Strukturen genügen die gewöhnlichen Färbemethoden. Besonders gute Resultate erzielte ich auch hier mit Hämatoxylin-Chromsaures Kali nach R. HEIDENHAIN. Man erzielt damit verschiedene Effekte, je nachdem man frisches 1% Hämatoxylin nimmt oder die zur Eisenhämatoxylinfärbung gebräuchliche „gereifte" Lösung. Ersteres ist besonders günstig zur differenten Darstellung des zu schildernden Chromidialapparats, letzteres für das Studium von Plasmastruktur und zur Darstellung feinster Fibrillenbildungen. Immer gibt ferner gute Bilder einfaches DELAFIELD'sches Hämatoxylin-Eosin. Für besondere Zwecke wurden schließlich noch benutzt APÁTHY's Vergoldung, Iodgrün-Fuchsin nach ZIMMERMANN, Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinsäure nach VAN GIESON, APÁTHY's Hämatein Ia. Schnittdicke 2—6 μ.

Es erübrigt mir noch die Bezeichnung Chromidialapparat zu erklären. R. HERTWIG (1902) bezeichnet als Chromidien kleine färbbare Körnchen, die er im Plasma von Actinosphärien zuerst

fand; sie stammen aus dem Kern und spielen eine wichtige Rolle im Zellenleben. Bei Monothalamien treten sie in Form eines distinkten Chromidialnetzes auf, das wieder Beziehungen zu den Kernen zeigt, aus dem sich sogar Kerne neu bilden können. Da mir die zu beschreibenden Zellstrukturen prinzipiell Gleiches zu sein scheinen, wie ausführlich erörtert werden soll, so adoptiere ich HERTWIG's Bezeichnung und spreche von Chromidien, Chromidialapparat, Chromidialsträngen usw.

II. Beschreibender Teil.

A. Die Befunde an *Ascaris*.

Der folgenden Darstellung liegt vor allem *Ascaris lumbricoides* zugrunde. Ich habe bereits früher betont, daß diese Form für histologische Studien im allgemeinen der größern *A. megalocephala* vorzuziehen ist. Subtile Strukturen treten bei *A. lumbricoides* meist deutlicher hervor, auch ist diese Form technisch angenehmer. Im allgemeinen verhalten sich ja beide Formen so ziemlich gleichartig. Gewisse Differenzen sind aber doch bisweilen vorhanden, auf die dann jeweils hingewiesen wird. Ist im Text nichts besonders bemerkt, so beziehen sich also die Angaben auf *A. lumbricoides*. Wir beginnen unsere Schilderung mit den

a) Epithelmuskelzellen des Oesophagus.

1. Bau des Oesophagus.

Der merkwürdige Bau des Oesophagus von *Ascaris* ist neuerdings von LOOSS (1896) und K. C. SCHNEIDER (1902) eingehend dargestellt worden. Die Hauptdaten gehen natürlich auf die klassischen Werke von A. SCHNEIDER (1866) und LEUCKART (1876) zurück, ferner schilderte LOOSS (1901) genau den Bau des Organs bei Sclerostomiden EHLERS (1899) für *Oxyuris*, HAMANN (1895) für *Lecanocephalus*, JÄGERSKIÖLD (1894) für verschiedene Ascariden. Der Oesophagus, von *A. lumbricoides* ist ein cylinderförmiges Rohr von etwa 7 mm Länge und 1,2 mm Durchmesser. Das spaltförmige, von einer homogenen Cuticula ausgekleidete Lumen zeigt im Querschnitt die bekannte dreieckige Gestalt (Textfig. A und Fig. 1). Auch die äußere Wandung des Rohres ist von einer — im Gegensatz zur innern — stark färbbaren cuticularen Bildung überzogen, richtiger mit K. C. SCHNEIDER als Grenzlamelle bezeichnet. Am Vorderende

des Oesophagus senkt sich die Körpercuticula immer dünner werdend trichterförmig eine Strecke weit in diesen ein, LEUCKART's Mundtrichter. Darunter liegt aber außerdem die dem Oesophagus eigene Cuticula; es ist daher möglich, den ganzen Oesophagus unverletzt aus den Lippen herauszuschälen. Am Aufbau des Organs beteiligen sich 1. die Epithelzellen, 2. Drüsenzellen, 3. ein sympathisches Nervensystem. Da die erstern die gesamte muskulöse Wandung in ihrer Eigenschaft als Epithelmuskelzellen bilden, liegen Drüsenzellen und Nerven im Innern dieser Zellen. Eine solche Einschachtelung verschiedener Zellarten ineinander dürfte sonst nicht oft vorkommen; bei den Sinnesnerven von *Ascaris* konnte ich früher ein ähnliches Verhalten darstellen, von ZUR STRASSEN (1904) neuerdings auch für einen freilebenden Nematoden bestätigt.

Die Epithelmuskelzellen zerfallen nach ihrer Lage in 2 Gruppen, die Flächenzellen (Fig. A *F*) und die Kantenzellen (LOOSS) (*K*); letztere nehmen die 3 Kanten des Oesophaguslumens

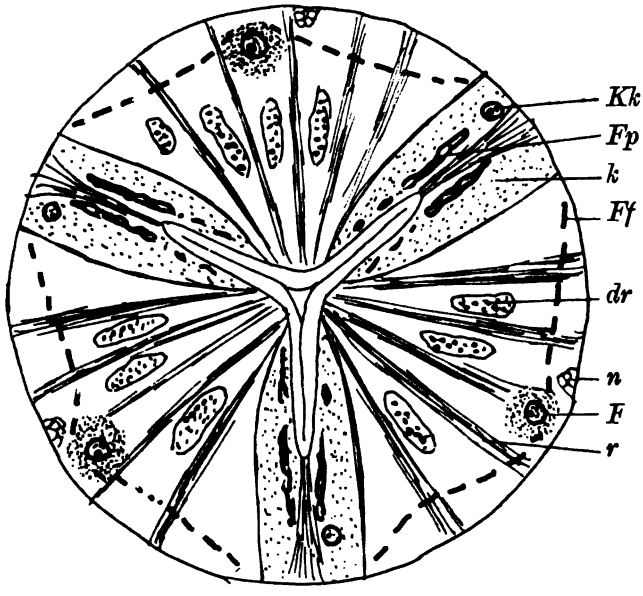


Fig. A.

ein, die erstern füllen den ganzen übrigen Raum. Zwischen den einzelnen Zellen jeder Gruppe sind Zellgrenzen nicht mehr erhalten und die Abgrenzung nur durch die Kerne möglich. Es zeigt sich so, daß 24 Flächenzellen und 6 Kantenzellen vorhanden sind, wie

Looss zuerst nachwies, eine für die Größe des Organs außerordentlich geringe Zahl. Die 3 Kerne einer Gruppe, die in einem Querschnitt vorhanden sein können, liegen immer auf gleicher Höhe, nicht aber Flächen- und Kantenkerne in der gleichen Ebene, wie es in dem schematischen Querschnitt A gezeichnet ist. Die Gruppen der Flächenkerne finden sich in ungefähr gleichem Längsabstand voneinander, mit Ausnahme der beiden vordersten, die dicht hintereinander stehen (Fig. B). Die Flächenzellen stellen, wie schon betont, Epithelmuskelzellen dar, indem ihr Plasma reichlich radiär verlaufende Bündel muskulöser Fibrillen abgesondert hat. Diese sind so dicht gelagert, daß im Querschnitt nur wenig von der plas-

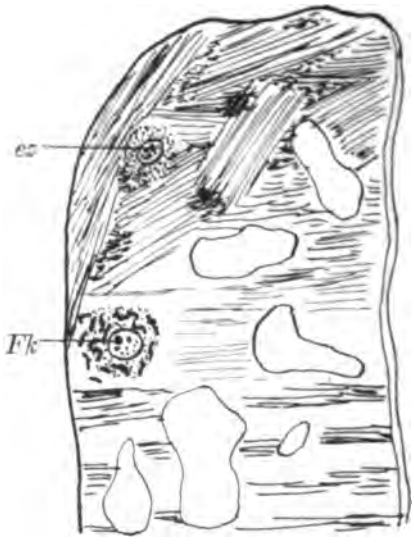


Fig. B.

matischen Grundsubstanz zu sehen ist. Eine größere Sarkoplasmaansammlung findet sich nur in der Umgebung der Kerne. Außer den Muskelbündeln (*r*) bilden die Flächenzellen noch besondere Stützfasern. Ihre Anordnung geht aus Fig. A hervor; es sind einzelne längsverlaufende Faserplatten, die als Sekanten den Flächenzellen peripher eingelagert sind, meist in 2 Gruppen getrennt. Die Platten, auf deren Bau bei Besprechung der Kantenzellen einzugehen ist, verbinden sich vielfach miteinander, so daß das Ganze als gefensterte Membran anzusprechen ist (*Ff*). Dem vordersten Ende des Oesophagus fehlen diese Stützgebilde.

Da der feinere Bau der Flächenzellen uns vor allem zu beschäftigen haben wird, seien vorher die Kantenzellen erledigt. Diese sind nicht muskulöser Natur, worin ich mit Looss gegen Hamann übereinstimme, sondern stellen das festigende Gerüst des Oesophagus vor, der für seine Saugfunktion einer gewissen Starrheit bedarf. Übrigens wäre das Angreifen der Muskeln in den 3 Ecken eine sehr wenig leistungsfähige Einrichtung, da bei gleichzeitiger Kontraktion die radiären Spalten zugepreßt würden und nur im Centrum eine Erweiterung entstünde. Das Plasma der Kantenzellen hat ein locker schaumiges Gefüge, färbt sich daher schwächer als das dichter strukturierte Sarkoplasma der Flächenzellen. Die relativ kleinen Kerne — sie sind auch kleiner als die der Flächenzellen — bieten nichts besonderes dar (*Kk*). Dem Plasma sind 2 Arten von Fibrillenbildungen eingelagert, wie vor allem Looss betonte. Einmal stark tingierbare Fibrillenbündel, die zum Teil geschlossen von den Ecken des Oesophagusdreiecks nach der Grenzlamelle ziehen, teils schräg nach vorn und hinten verlaufen und sich mannigfach durchflechten. Sodann sind vor allem kräftig entwickelt die Faserplatten (*Fp*), die bereits oben für die Flächenzellen erwähnt wurden. Sie verlaufen stets radial in 2 Reihen angeordnet jederseits der Schenkel des Oesophaguslumen. In einem Querschnitt findet man gewöhnlich eine breite periphere Platte, der sich der Innencuticula entlang mehrere kleine anschließen; Längsschnitte zeigen dann deutlich die platten- oder bandartige Natur der Gebilde. Der Querschnitt der Platten zeigt eine ganz unregelmäßige Kontur, wie aus der stärker vergrößerten Fig. 11 hervorgeht; es ist da auch zu erkennen, daß sie teilweise hohl sind, wie schon von K. C. Schneider angegeben wird. Die längsverlaufenden Platten stehen ebenfalls verschiedenartig miteinander in Verbindung, so daß in jedem Querschnitt ein anderes Bild entsteht und wir auch hier von gefensterten Membranen reden können. Oft lösen sich einzelne Fibrillen von den Membranen los und gehen in einen mehr radialen Verlauf über. Looss war es, der zuerst aussprach, „daß hier bindegewebige oder elastische Elemente vorliegen", ohne in seiner nur vorläufigen Mitteilung die Begründung dafür zu geben. K. C. Schneider adoptiert diese Ansicht, für die ich nun eine Begründung geben will. Es sei nur noch vorher bemerkt, daß nicht alle fibrillären Bildungen der Kantenzellen so aufzufassen sind. Es finden sich nämlich in gewissen Abständen auch kleine Fibrillenbündel, die in gerader Linie von der Ecke des Lumens zur Grenzlamelle ziehen und in ihrem Aussehen wie färberischen

Verhalten so sehr den Muskelfibrillenbündeln der Flächenzellen gleichen, daß ich sie eben so deute. Eine wesentliche Bedeutung kann ihnen bei ihrer geringen Ausbildung aber nicht zukommen. Kehren wir nunmehr wieder zu den Faserplatten zurück, von denen schon die ältern Autoren ihre stärkere Färbbarkeit hervorhoben. Gegen ihre muskulöse Natur spricht einmal die Ausbildung in Form gefensterter Membranen. Sodann hat schon K. C. SCHNEIDER darauf hingewiesen, daß die schlauchartigen Fibrillenbildungen der Subcuticula den gleichen Bau besitzen. Es sind dies jene dicken Faserbildungen, die von LEUCKART einstmals als Nerven beschrieben und dann von BÜTSCHLI (1874) in ihrer wahren Natur erkannt wurden. Fig. 7 zeigt diese Bildungen in einem Querschnitt der Subcuticula und läßt über beider Identität wohl keinen Zweifel. Für ihre Natur als starre Stützgebilde spricht vor allem auch folgendes. Eine Längskontraktion des Oesophagus findet bei dem Abschneiden der Vorderenden zur Konservierung nicht statt, so daß er frei aus dem kontrahierten Hautmuskelschlauch vorragt.[1]) Wird er dagegen durch seine innige Verbindung mit letzterem mechanisch etwas zusammengeschoben, was bei der Konservierung meist eintritt, so werden die Faserplatten geknickt, wie es nur bei starren Gebilden möglich ist. Das gleiche geschieht mit isolierten Fibrillen, was für unsere spätern Betrachtungen von Wichtigkeit ist. Diese erfordern es auch noch, daß ich auf das färberische Verhalten ein wenig eingehe. Immer zeigen die Platten einen eigenartigen seidigen Glanz. Bei Färbungen mit Hämatoxylin-chromsaurem Kali nach R. HEIDENHAIN unter Anwendung von reinem 1% Hämatoxylin nehmen sie einen schmutzigen dunkelgrauen Ton an, während die Muskelfibrillen ganz blaß grau erscheinen, Kerne graublau, Plasma blaß grau und Chromidialapparat in gelungenen Präparaten glänzend stahlblau. Bei Benutzung von gereiftem Hämatoxylin ähnelt die Färbung einer Eisenhämatoxylintinktion. Die Platten sind so tief blau, daß sie schwarz erscheinen, Muskelfibrillen, Kerne, Plasma heller oder dunkler graublau, Chromidialapparat dunkler graublau. Bei Anwendung verdünnten und angesäuerten DELAFIELD'schen Hämatoxylins im Stück, wodurch eine reine Kerntinktion erzielt wird, werden die Platten schmutzig blaß blau, während Plasma und Muskelfibrillen ungefärbt bleiben und nur Kerne und Chromidialapparat sich schön blau färben.

1) Ein auch in der Längsrichtung kontraktiler Oesophagus ist neuerdings von ZUR STRASSEN (1904) bei *Anthraconema* gefunden worden.

Endlich bei Anwendung von Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinsäure nach VAN GIESON erscheinen die Faserplatten gelb, während die Muskelfibrillen bläulich tingiert werden. Es sei noch zugefügt, daß weder mit Orceïn noch mit KOH ein Elastinnachweis gelingt. Von den beiden andern Bestandteilen des Oesophagus, den Drüsenzellen des rudimentären Bulbus (*dr*) und dem Nervensystem (*n*), will ich hier nicht reden, da sie für unsere weitern Betrachtungen belanglos sind, und verweise dafür auf die Darstellungen von Looss und K. C. SCHNEIDER. Ich möchte nur bemerken, daß in der Wandung des Kanals, mit dem die dorsale Drüsenzelle durch den SCHNEIDERschen Porus mündet, 2 Kerne angetroffen werden, die nicht den Oesophaguszellen angehören. Der Kanal erweitert sich hier bisweilen zu einer meines Wissens noch nicht beschriebenen Ampulle, deren Wand die Kerne angehören.

Wir wenden uns nunmehr dem

2. Chromidialapparat der Flächenzellen

zu. In guten Präparaten des Oesophagus fällt sofort bei Betrachtung der Flächenkerne auf, daß das sie umgebende Plasma dicht erfüllt ist von eigenartigen stark gefärbten Fäden, deren Anordnung und Menge wie auch Bau sehr variiert. Wir wollen sie als Chromidialstränge bezeichnen, bevor wir uns aber ihrer genauen Besprechung zuwenden, noch einiges über die andern histologischen Bestandteile der Flächenzellen vorausschicken. Das bei schwachen Vergrößerungen homogen erscheinende Plasma läßt mit starken Systemen eine deutlich feinwabige Beschaffenheit erkennen (Fig. 4). Als einheitliche, von Muskelfibrillen freie Masse erscheint es nur in der unmittelbaren Umgebung des Kerns (Fig. 1, 3, 11), hier bisweilen durch Zerreißen bei der Konservierung noch schärfer vom muskulösen Teil geschieden. In diesem wird das Plasma durch die eingebetteten Fibrillenbündel ebenfalls in radiär gestellte Stränge gelagert. Das Verhältnis zu den Muskelfibrillen erkennt man am besten an tangentialen Schnitten, die letztere quer treffen. Man sieht da innerhalb des Plasmas radial gestellte Säulen dichtern Plasmas, das sich intensiver färbt, von unregelmäßigem Querschnitt. Einiges davon zeigt Fig. 2, die ein Goldpräparat wiedergibt und zwar ein Stück aus einem tangentialen Schnitt. An dieser Abbildung ist auch deutlich zu erkennen, in welcher Weise die Myofibrillen, die hier als schwarze Punkte im Querschnitt erscheinen, den plasmatischen Säulen (*Sa*) eingelagert sind, selten sie ganz erfüllend, meist in Gestalt eines unregelmäßigen

peripheren Mantels. Dazwischen findet sich ein eigenartiges System großer anastomosierender Lacunen (Fig. 2, 5, 11, 12 *la*), die mit Gerinnseln angefüllt sind, über deren Natur ich aber nicht ins Klare kommen konnte. Auf tangentialen Schnitten erscheinen sie besonders deutlich, den ganzen Oesophagus wie das Kanalsystem eines Schwammes durchsetzend. In der Nähe der Kerne findet sich meist ein Ast des Lacunensystems, in den manchmal die Plasmaansammlung um den Kern geradezu hineinhängt, was leicht zu falschen Vorstellungen — Muskelkörperchen! — führen kann, angesichts eines Bildes wie Fig. 3. Mit den durch ihren körnigen Inhalt kenntlichen Verzweigungen der kolossalen Drüsenzellen (Fig. A, 1 *dr*) sind sie nicht zu verwechseln. Aber auch mit K. C. SCHNEIDER's Annahme, daß es Secretlacunen der Flächenzellen seien, kann ich mich nicht befreunden.

Dicht um den Kern ist das Plasma zu einer besondern Zone differenziert, die bald stärker, bald schwächer hervortritt, was ich mit dem verschiedenen Funktionszustand in Zusammenhang bringe. Sie zeichnet sich vor allem durch eine deutliche konzentrische Schichtung aus, eine Struktur, die in gleicher Weise bei den Drüsenzellen des Enddarms wie bei einigen Arten der großen Lippenzellen sich findet, wie ich früher beschrieb (Fig. 1, 2, 3). Auch diese konzentrische Schicht löst sich bei Anwendung starker Systeme in ein regelmäßiges Wabenwerk auf. Die chemische Beschaffenheit dieser Schicht muß ebenfalls eine andere sein als die des gewöhnlichen Plasmas, da sie sich stets dunkler tingiert (Fig. 4). Was die Bedeutung dieser Schicht anbelangt, so glaube ich, daß sie vor allem die stofflichen Beziehungen zwischen Kern und Plasma vermittelt. Denn sie ist dann am stärksten ausgebildet, wenn wir aus andern Gründen eine rege Wechselbeziehung zwischen Kern und Plasma erschließen müssen; dies gilt in gleicher Weise für die später zu besprechenden Drüsenzellen. Sodann findet man oft das merkwürdige Verhalten, daß eine große linsenförmig vorspringende Zunge dieser Zone (*li*) die Kernwand eindrückt, wie es z. B. Fig. 4 deutlich erkennen läßt. Wird dieses Verhalten angetroffen, was durchaus nicht immer der Fall ist, dann betrifft es aber auch sämtliche stets auf gleicher physiologischer Stufe stehenden Muskelkerne des Oesophagus (wenigstens bei *A. lumbricoides*). Die Bedeutung dieser Struktur kann doch nur in einer Vergrößerung der wirkenden Oberfläche zwischen Kern und Plasma gesucht werden.

Die Kerne sind meist kugelige, bisweilen auch mehr ovale Bläschen. Die Kernmembran, die sich mit Kernfarbstoffen intensiv

färbt, wechselt in ihrer Dicke. Das Innere ist von einem unregelmäßigen lockern Liningerüst erfüllt, dem stellenweise Anhäufungen von Gerinnsel eingelagert sind. Die chromatischen Substanzen wechseln sehr in ihrer Anordnung. Neben kleinern Chromatinpartikelchen, die meist eine Zone unterhalb der Kernmembran bilden (Fig. 2, 3), findet sich manchmal nur ein großer, chromatischer, stark vacuolisierter Nucleolus. In andern Fällen findet sich eine unregelmäßige färbbare Masse, der eine Anzahl Chromatinkugeln eingelagert sind (Fig. 12). In wieder andern Fällen nimmt das Centrum des Kerns eine große, traubige Zusammenballung großer Chromatinkugeln ein (wie in Fig. 19 von einer andern Zelle abgebildet). Schließlich finden wir bisweilen einzelne größere Chromatinbrocken im Kernraum zerstreut (Fig. 2) oder auch nur unregelmäßige chromatische Schollen (Fig. 13). Es scheint mir gar keinem Zweifel zu unterliegen, daß alle diese Zustände mitsamt andern nicht beschriebenen zu einer funktionellen Reihe zusammengehören, deren Folge ich aber nicht anzugeben vermag. Auf einzelne Punkte wird noch zurückzukommen sein.

Noch ein paar Worte über die Muskelfibrillen. Daß es sich tatsächlich um solche handelt, kann man öfters erkennen, wenn sich bei der Konservierung einzelne Bündel kontrahiert haben und die Innencuticula infolgedessen an dieser Stelle trichterförmig eingezogen ist. Daß es sich in den Bündeln um echte Fibrillen handelt, ist besonders an vergoldeten Tangentialschnitten (Fig. 2) deutlich zu erkennen. Die Insertion an der Innencuticula ist, wie ich K. C. Schneider bestätigen kann, durch einen schmalen hellen „Außensaum, der von den distalen Fibrillenenden durchsetzt wird", ausgezeichnet. Ganz unverständlich ist mir, wie Schneider dazu kommt, diesen Fibrillen eine Querstreifung zuzusprechen. „Die Muskelfibrillen (Looss) erweisen sich als solche am sichersten durch ihre Querstreifung. Es handelt sich um eine Querstreifung ersten Grades, an der bei Eisenhämatoxylinschwärzung alle Streifen deutlich zu unterscheiden sind." An den zahllosen, nach den verschiedensten Methoden hergestellten Präparaten, die ich während langer histologischer Beschäftigung mit *Ascaris* untersucht habe, war nie eine Spur hiervon zu erkennen. Schneider's Angabe kann entweder auf den bekannten fatalen Eigenschaften der Eisenhämatoxylinmethode beruhen oder, was mir noch wahrscheinlicher ist, auf folgendem Umstand. Das wabige Sarkoplasma liegt bisweilen zwischen den Fibrillen in Gestalt einer einzigen Wabenreihe. Sind bei der Konservierung die Fibrillen

dazu etwas verklebt, so resultiert ein Bild, welches durchaus SCHNEIDER's fig. 337 entspricht, indem die Querwände der Waben bei oberflächlicher Untersuchung als Querstreifen erscheinen. Wie SCHNEIDER allerdings alle Querstreifen unterscheiden konnte, ist mir unbegreiflich.

Wenden wir uns nunmehr wieder den Chromidialsträngen zu! Die einzige Angabe, die mir darüber bekannt ist, ist die von K. C. SCHNEIDER, der sie als Stützfibrillen beschreibt und sie den Fibrillen der Kantenzellen wie den Faserplatten gleichwertig erachtet. „Auch die Flächenkerne", heißt es, „sind in genau der gleichen Weise struiert und von Stützfibrillen umflochten wie die Kantenkerne. Die Faserbündel strahlen von allen Seiten auf je einen Kern ein, so daß das Bild einer riesigen Gliazelle entsteht." Wir können uns dieser Darstellung nicht anschließen und werden daher später eingehend zu beweisen haben, daß hier andere Dinge als Stützfibrillen vorliegen. Die Chromidialstränge finden sich nur in nächster Umgebung der Kerne; dicht gehäuft vor allem in dem muskelfreien Plasmakörper, der die Kerne umgibt, nehmen sie an Menge ab, je weiter sich die Schnitte von den Kernen entfernen. Ganz frei von ihnen bleibt immer nur die konzentrisch geschichtete Zone um den Kern, falls sie vorhanden ist. Außerhalb dieser treten sie aber oft in solchen Massen auf, daß sie den Kern wie in einen Korb einhüllen können. Von dieser Hauptmasse strahlen dann einzelne Stränge nach allen Seiten auseinander und erfüllen vor allem das der Grenzlamelle anliegende Plasma (Fig. 1, 11, 12). Von hier treten dann wieder einzelne Stränge oder Gruppen solcher zwischen die radiären Muskelsäulen ein und nehmen hier einen vorwiegend radialen Verlauf. Auch in das Innere der Muskelsäulen treten sie ein, wie z. B. deutlich Fig. 2 bei a zeigt, um auch hier radial zu verlaufen, weshalb sie in Fig. 2 meist quer getroffen sind. In einiger Entfernung vom Kern werden sie immer spärlicher, um schließlich ganz zu fehlen. Es existiert also zwischen 2 hintereinander liegenden Kernen, also an der Grenze der dadurch gekennzeichneten Zellen, eine Zone, die völlig frei von den Chromidialsträngen ist. Für unsere Auffassung der Bildungen ist das natürlich sehr wichtig. Welchen Habitus die Chromidialstränge bei reichlicher Ausbildung einem Oesophagusquerschnitt geben, zeigt Fig. 1, ein bei schwacher Vergrößerung gezeichnetes Bild. Der Schnitt ist ein wenig schief geführt, so daß nur einer von den drei zusammengehörigen Flächenkernen getroffen ist. Die Nähe der andern ist

aber aus der reichlichen Ausbildung der Stränge an den korrespondierenden Stellen zu schließen.

Charakterisiert sind die Chromidialstränge vor allem durch ihr färberisches Verhalten. Zu Chromatinfarbstoffen zeigen sie eine besondere Affinität. Erzielt man z. B. auf die oben angegebene Weise eine reine Kernfärbung mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin, dann sind die Chromidialstränge einzig und allein in der ganzen Zelle mitgefärbt. Überhaupt nehmen sie gewöhnlich denselben Farbenton an wie das Chromatin der Kerne. Nur bei Anwendung der Methode mit 1% Hämatoxylin-Chromsaurem Kali kann man eine spezifische Tinktion erzielen. Sie werden dann wundervoll stahlblau und leuchten schon bei den schwächsten Vergrößerungen aus dem hellen Grund hervor; die Kerne erscheinen dann mehr graublau. Bei Anwendung von ZIMMERMANN's Iodgrün-Fuchsin werden sowohl Kerne wie Chromidien rot, bei VAN GIESON-Färbung beide blau. Charakteristisch ist aber immer in gleicher Weise die besonders intensive Färbbarkeit.

Gehen wir nunmehr genauer auf Bau und Anordnung der Chromidialstränge ein, so fällt vor allem ihr gewöhnlich stark gewundener Verlauf auf. Fig. 3 und 9 geben nur einen kleinen Begriff von den mäandrischen Verschlingungen, die sie oft ausführen. Es ist dies aber keineswegs immer der Fall, vielmehr sehen wir manchesmal sogar einen ausschließlich geraden Verlauf, so daß im Schnitt lauter Stäbe erscheinen. Es scheint dies in einer gewissen Abhängigkeit von der allgemeinen Art des Auftretens zu sein, da der Verlauf um so gewundener ist, je umfangreicher die einzelnen Stränge sind. Im großen Ganzen stehen sie nicht miteinander in Verbindung, sondern sind nur wirr durcheinander geflochten; bei einzelnen dickern Strängen beobachtet man aber immer wieder ein Aufsplittern in kleinere (Fig. 8d). Die Verlaufsrichtung ist in der Umgebung der Kerne vorwiegend parallel zu deren Peripherie, sonst meist radial; einzelne Fäden können bis nahe unter die Innencuticula treten, niemals aber sind sie hier so reichlich wie außen entwickelt. Bis in die innerste Zone treten sie nie ein, biegen vielmehr vorher schlingenartig um. Von einer Insertion kann daher unter keinen Umständen die Rede sein; das gleiche gilt für die Grenzlamelle, zu der radiäre Stränge oft sehr dicht herantreten, ohne aber je zu inserieren. Die Länge der einzelnen Stränge ist jedenfalls eine sehr große, bei ihrer Durchflechtung aber in Schnitten nicht festzustellen. Es gibt aber auch hier und da recht kurze. Auffallend ist der bedeutende Unter-

schied im Volumen; nebeneinander kommen immer Stränge der verschiedensten Dicke vor, ein Typus ist aber immer vorherrschend. Man vergleiche die bei derselben Vergrößerung gezeichneten Figg. 11 u. 12, um davon eine Vorstellung zu erlangen. Aber auch die Schwankungen innerhalb einer einzelnen Zelle sind bedeutende, wie die verschiedenen Abbildungen zeigen. In Fig. 8 sind nebeneinander solche differente Stränge aus der gleichen Zelle möglichst genau gezeichnet, und da sticht der Unterschied zwischen dem mächtigen Kolben *d* und der zarten Fibrille *b* besonders deutlich hervor. Die dicksten Fasern finden sich gewöhnlich zwischen den Muskelsäulen, wie Fig. 3, 9, 11 zeigen. Das Volumen wechselt aber auch im Verlauf des einzelnen Stranges, der sich plötzlich verjüngen oder anschwellen kann. Oft findet man Bildungen, die die Form von Doppelkeulen haben, dicke kolbige Stränge, die in der Mitte zu einem zarten Faden verdünnt sind (Fig. 8e). Sie sind an beiden Enden abgerundet, stellen also kurze isolierte Stränge dar. Möglicherweise sind sie als Bildungsstadien der gleichmäßigen Fasern aufzufassen.

Die Chromidialstränge sind keine homogenen Fäden, sondern haben eine Struktur, die um so deutlicher hervortritt, je dicker der Strang ist. An den kreisrunden Querschnitten fällt gewöhnlich auf, daß die Außenzone dunkler erscheint als der Kern. Es ist aber ebenso deutlich zu erkennen, daß es sich nicht etwa um einen centralen Hohlraum handelt, wie bei den schlauchartigen Stützplatten, die oben besprochen wurden. Genaue Untersuchung lehrt, daß es sich um eine regelmäßige Einlagerung schwächer färbbarer Substanz handelt, und zwar liegen regelmäßige, ovale Tröpfchen perlschnurartig hintereinander. An manchen Präparaten läßt sich dies auch in den feinsten Fäden nachweisen; in Fig. 8f ist diese Struktur zu erkennen. Daß sie sich auch ändern kann und zwar jedenfalls im Zusammenhang mit der Funktion, werden wir weiterhin sehen.

Es wurde schon darauf hingewiesen, daß die Menge der Chromidialstränge sehr variiert; Regel ist, wenigstens bei *A. lumbricoides*, daß in ein und demselben Oesophagus alle Zellen, die überhaupt den Chromidialapparat zeigen, den gleichen Ausbildungsgrad aufweisen. Im allgemeinen ist die Menge der Fasern proportional ihrer Zartheit; eine solche ungeheure Fülle, wie es Fig. 12 zeigt, ist nur bei solch schmächtiger Ausbildung anzutreffen. Mittlerm Ausbildungsgrad mit kräftigen, stark gewundenen Strängen, entspräche Fig. 3, ganz geringe Ausbildung ist ziemlich selten anzutreffen, gewisse später zu besprechende Zustände ausgenommen.

Ein gänzliches Fehlen war bei *A. lumbricoides* normalerweise in guten Präparaten nie zu konstatieren. Eine Ausnahme bildet die vorderste Zellengruppe des Oesophagus, in der sie überhaupt nie nachgewiesen werden konnten. Fig. B stellt das vorderste Ende des Oesophagus im Längsschnitt (nur eine Hälfte) dar; man sieht hier die von Chromidien freie Eckzelle *ez* und den gewöhnlichen von Fäden umflochtenen Flächenkern (*Fk*). Ich glaube allerdings auch, daß diese gänzlich von durcheinandergeflochtenen Fibrillen erfüllten Zellen gar nicht muskulöser Natur sind. Das Öffnen des Mundtrichters geschieht vielmehr, wie ich schon früher zeigte, durch 3 besondere Muskelzellen der Körpermuskulatur, die außer an der äußern Cuticula mit einem Ast am Oesophagus inserieren. Den nicht muskulösen Kantenzellen fehlen die Stränge vollständig. Etwas anders liegt die Sache bei *A. megalocephala*. Hier kommt es vor, daß sämtlichen Zellen die Stränge fehlen oder aber, daß in einer Gruppe noch Reste vorhanden sind. Bisweilen findet man einen Oesophagus, in dem jede Gruppe den Apparat in anderer Ausbildung hat, wie Fig. 5, 13, 14 beweisen, die aus einem Oesophagus stammen.

Damit kommen wir zu der Frage, ob sich Neubildung oder Zerfall des Chromidialapparats nachweisen läßt. Da letzteres der Fall ist, so muß natürlich eine Neubildung auch stattfinden, wie, konnte ich aber leider nicht ermitteln. Andeutungen in dieser Richtung geben aber die später zu besprechenden Beziehungen zum Zellkern. Die Degenerationsbilder sind ebenfalls nicht häufig, bei *A. lumbricoides* wieder, wenn vorhanden, alle Zellen betreffend, bei *megalocephala* in einzelnen auftretend. Die Rückbildung dürfte, soweit ich sehen kann, an vom Kern entfernten Punkten beginnen. Fig. 8c gibt ein solches Bild von *A. lumbricoides*. Die Fäden bilden dichtere Verschlingungen, der regelmäßige Kontur verschwindet, es zeigen sich intensiver färbbare Körnchen in der Grundmasse, es tritt sichtlich ein Zersplittern in kleine Bröckchen ein. Von *A. megalocephala* stellt Fig. 14 eine Zelle dar, in welcher sämtliche Chromidien in Auflösung begriffen sind. Der Schnitt entstammt der gleichen Serie und dem gleichen Objektträger wie die in Fig. 5 und 13 abgebildeten; von einem Artefakt kann also keine Rede sein. Es fällt gleich auf, daß die nicht besonders reichlichen Stränge nur kurzen Verlauf haben, und wie die folgenden Schnitte lehren, sind sie nicht etwa nur oft durchgeschnitten, sondern in der Tat nur auf kurze Strecken vorhanden. Die meisten finden sich noch in der Nähe des Kerns, weiter weg fehlen sie gänzlich. Alle zeigen die

verschiedensten Stadien der Rückbildung. Sie sind nicht mehr so intensiv gefärbt, die Konturen verwaschen, einzelne größere perlschnurartig aussehend; daneben finden sich auch unregelmäßige chromatische Bröckchen. In Fig. 15a ist ein Stück eines solchen degenerierenden Stranges stärker vergrößert wiedergegeben. Wir sehen die unregelmäßige Begrenzung, sehen, wie sich die färbbare Substanz zu einzelnen Brocken verdichtet hat, die der etwas blasig erscheinenden Grundsubstanz eingelagert sind. Ein noch weiter geschrittenes Zerfallsstadium zeigt Fig. 15b. Hier ist die Einheitlichkeit des Stranges kaum mehr zu erkennen. Große Vacuolen, in deren Wandungen die chromatischen Teile auseinanderfließen, gehen allmählich in das umgebende Plasma über.

Es ist schon mehrmals darauf hingewiesen worden, daß der Chromidialapparat seine stärkste Ausbildung in einer Zone um den Kern zeigt (Fig. 1, 3, 5, 11, 12). In den Abbildungen, die ja nur das annähernd in einer Ebene liegende wiedergeben, kommt dies gar nicht so sehr zum Ausdruck wie in den Präparaten, in denen das körbchenartige Umflechten des Kerns immer besonders in die Augen springt. Kommt dem nun eine höhere Bedeutung zu, sind die Beziehungen des Chromidialapparats zum Kern andere als rein topographische? Die Frage muß entschieden bejaht werden. Wir haben bereits gesehen, daß eine konzentrisch geschichtete Zone um den Kern stets frei von den Strängen bleibt. Diese Zone ist aber nur bei reichlicher Ausbildung des Chromidialapparats vorhanden, fehlt, wenn die Zelle nur wenige Chromidialstränge enthält. In diesem Zustande aber sind direkte morphologische Beziehungen zum Kern nachzuweisen. In Fig. 13a und b sind 2 aufeinanderfolgende Schnitte durch eine Flächenzelle von *A. megalocephala* wiedergegeben. Die Zelle enthält nur sehr wenige Chromidialstränge, diese zum Teil aber von besonderer Dicke. Wie die Durchsicht der vorhergehenden und folgenden Schnitte lehrt, verlaufen die einzelnen Stränge nur eine kurze Strecke weit und stehen miteinander nicht im Zusammenhang; in einiger Entfernung vom Kern und besonders zwischen den Muskelbündeln fehlen sie völlig. Hier sehen wir nun einen Faden, den mit 1 bezeichneten, an den Kern herantreten und eine Strecke weit auf seiner Oberfläche verlaufen, der Kernmembran so dicht angeschmiegt, daß sie an dieser Stelle kaum zu sehen ist. Sodann fällt in dem Schnitt a auf, daß die Oberfläche der Kernmembran mit kleinen stark färbbaren Kügelchen besetzt ist. Der Verdacht, daß es sich um Querschnitte von dicht dem Kern anliegenden Chromidial-

strängen handele, läßt sich durch Heben und Senken des Tubus und den Vergleich mit den folgenden Schnitten leicht ausschließen. Die Körnchen haben auffallende Ähnlichkeit mit kleinen chromatischen Kügelchen, die der Kern enthält, und ich glaube in der Tat auch, daß es sich um Chromatinpartikel handelt, die aus dem Kern austreten und für die Bildung der Chromidien wesentlich sind. Genauer wird darauf aber erst später einzugehen sein.

Nach der eingehenden Schilderung des Chromidialapparats liegt es mir nun vor allen Dingen ob, zu beweisen, daß es sich nicht um stützende oder elastische Bildungen handelt. Zu dem Zweck müssen wir zum Vergleich die bereits besprochenen Stützfasern des Oesophagus heranziehen, aber auch die in der Subcuticula reichlich vorhandenen stützenden Fibrillen wie entsprechende Bildungen anderer Zellen. Die großen Zellen des *Ascaris*-Körpers sind ziemlich reich an derartigen Gebilden, so daß es an Vergleichsmaterial nicht fehlt. Von den Stützfasern des Oesophagus unterscheiden sich die Chromidialstränge zunächst durch ihr färberisches Verhalten. Es wurde bereits oben im Detail geschildert, und es sei deshalb nur wiederholt, daß bei den meisten der angewandten Färbungen die Faserplatten sich ganz anders tingieren als der Chromidialapparat. Besonders eklatant ist es bei Anwendung von Hämatoxylin-Chromsaurem Kali (Chromidialstränge stahlblau, Stützfasern schmutzig grau) und bei der Van Gieson'schen Methode (Chromidialapparat blau, Stützplatten gelb). Nebenbei sei bemerkt, daß weder durch Behandlung mit KOH noch durch Färben mit Orcein eine Elastinreaktion zu erzielen war. Es wäre ja nun denkbar, daß die Chromidialstränge doch mit den Stützplatten zusammenhingen und nur nach ihrer Loslösung von den Platten eine andere Färbbarkeit annähmen. Es läßt sich aber auf keine Weise ein morphologischer Zusammenhang beider nachweisen. Es trifft sich bisweilen, daß eine der als Flächenfasern beschriebenen Faserplatten ganz nahe an einem Kern vorbeiläuft. Es ist dann deutlich die strenge Trennung vom Chromidialapparat zu erkennen, keinerlei Verbindung nachweisbar. Wohl lösen sich auch von den Platten einzelne Fasern los, stets aber behalten diese annähernd den Längsverlauf bei, stets behalten sie ihre spezifische Färbbarkeit und stets die deutlich zu erkennende Starrheit, die einen gewundenen Verlauf ausschließt und im Gefolge einer Verschiebung Knickungen hervorbringt, wie bereits oben ausgeführt wurde. Sodann wäre gar nicht einzusehen, warum in den Kantenzellen, die doch besonders reich mit Stützfasern ausgestattet

sind, diese nicht auch in der Form der Chromidialstränge auftreten sollten. Niemals ist in diesen Zellen aber etwas derartiges nachzuweisen. Die Stützfasern, die hier von den Faserplatten abzweigen oder auch gesondert verlaufen, zeigen färberisch wie morphologisch nie die geringste Ähnlichkeit mit dem Chromidialapparat. Für die Stützfasern ist immer charakteristisch, daß sie eine Insertion besitzen, nie ist dergleichen bei einem Chromidialstrang zu sehen; wohl treten sie oft bis dicht unter die innere oder äußere Oberfläche, stets aber biegen sie wieder um. Die Stützfasern verlaufen meist in Bündeln, immer gestreckt von einem Ende zum andern; die Chromidialstränge sind stets isoliert, wenn auch mannigfach durcheinandergeflochten und meistens gerade durch ihren stark gebogenen Verlauf ausgezeichnet. Die Stützfasern überschreiten nie eine gewisse, ziemlich mäßige Dicke, darüber hinaus lagern sie sich zu Platten oder Schläuchen zusammen; die Chromidialstränge zeichnen sich gerade durch ihren variabeln Umfang, oft sehr beträchtliche Dicke aus, nie sind sie aber zu Gruppen vereinigt.

Kann somit von einem Zusammenhang beider Bildungen keinesfalls die Rede sein, so bleibt immer noch die Möglichkeit, daß es sich um einen besondern Stützapparat handle. Nun ist, wie erwähnt, der Körper von *Ascaris* gerade sehr reich an stützenden Gebilden, und wir können diese deshalb zum Vergleich heranziehen. Besonders stark sind sie in der Subcuticula und den Körperlinien entwickelt. Hier haben wir einmal die gleichen Faserplatten wie im Oesophagus, sodann aber auch isolierte dicke Fibrillen, die sich wieder in feinere spalten. Besonders günstig für ihr Studium sind die Lippen von *A. megalocephala* und die Subcuticula des männlichen Hinterendes. Stets haben diese Fibrillen nun einen ziemlich gestreckten Verlauf, sind jedenfalls nie zusammengeknäuelt und verschlungen wie die Chromidialstränge und inserieren schließlich immer an der Cuticula, bisweilen sogar mit besondern knopfförmigen Verdickungen. Sodann aber sind diese Fasern stets homogen im Gegensatz zu den deutlich strukturierten Chromidialsträngen. Sehen wir uns nun ferner die zum Vergleich noch näher liegenden Stützfaserbildungen in andern großen Zellen an. Die meisten Zellarten weisen etwas derartiges auf. Es finden sich z. B. feine isolierte Fibrillen von geschlängeltem Verlauf in gewissen Stützzellen der Sinnesorgane (GOLDSCHMIDT 1903), in andern Stützzellen vereinigen sich diese zu einem Faserstrang oder auch zu säulenartigen Stützen. Aber auch in Zellen von ganz anderm geweblichen Charakter, in den einzelligen

bog. büschelförmigen Organen finde ich Stützfibrillen differenziert, die als gestreckte Bündel durch den Zelleib verlaufen. Niemals aber ist bei allen diesen unzweifelhaften Stützfibrillen eine Ausbildung festzustellen, die nur annähernd mit dem Chromidialapparat zu vergleichen wäre. Die ebenfalls ganz andersartigen Stützfibrillen der Muskelzellen werden unten zu besprechen sein.

Findet sich also unter den vielerlei Stützfaserbildungen des Ascariden-Körpers nichts, was dem Chromidialapparat zu vergleichen wäre, so spricht aber auch schon die Art der Ausbildung dieser Struktur gegen ihre stützende Funktion. Wir haben gesehen, in welchem Maße die quantitative Ausbildung variiert. Bald sind nur einige wenige Chromidialstränge vorhanden, bald so zahlreiche, daß kaum Plasma zwischen ihnen zu sehen ist. Dann fehlen sie wieder gänzlich, oder wie in einem Fall bei *A. megalocephala* fehlen sie allen Zellgruppen bis auf eine. Oder aber es finden sich alle Übergänge von gänzlichem Fehlen bis zu mächtiger Ausbildung in ein und demselben Oesophagus. Handelte es sich um Stützfasern, so wäre dies ganz unverständlich. Zu Hilfe kommen könnte einer solchen Annahme auch der radiale Verlauf im Innern der einzelnen Muskelbündel. Dieser ist aber oft sehr wenig ausgesprochen und durch die gebildeten Verschlingungen stark gestört. Übrigens ist er unter den gegebenen Verhältnissen auch rein mechanisch verständlich, Faserbildungen können im Plasma der Bündel nicht anders als radial verlaufen. Es wäre ja eine begreifliche Einrichtung, wenn radial verlaufende elastische Bildungen im Innern der einzelnen Muskelbündel diesen gewissermaßen als Antagonisten eingelagert wären. Warum aber sind sie dann nur in der Nähe der Kerne vorhanden, fehlen stets an der Grenze zwischen zwei Zellterritorien, warum fehlen sie bisweilen vollständig oder sind in verschiedenen Zellen in verschiedenem Maß entwickelt? Ganz unverständlich sind ferner bei der Annahme von stützenden oder elastischen Fasern die beschriebenen Degenerationsbilder, in gleichem Maße wie die Beziehungen zum Kern. Und schließlich beweist ihre ganz anders geartete Natur das weiterhin eingehend zu schildernde Vorkommen in andern Zellarten sowie das physiologische Experiment, die zuverlässig eine derartige Deutung ausschließen.

Spricht also alles: färberisches Verhalten, Anordnung, Struktur, Variabilität, Degenerationsfähigkeit usw. gegen die Stützfasernatur des Chromidialapparats, so erhebt sich die Frage, welche Bedeutung sonst einer so stark hervortretenden Zellstruktur zukommen kann.

Meine Antwort lautet: es liegt eine funktionelle Struktur vor. Es ist bekannt, daß in mancherlei Zellarten Strukturveränderungen während des Funktionierens der Zelle auftreten, und mit einer solchen funktionellen Struktur haben wir es auch hier zu tun. Die Funktion, um die es sich handelt, ist die Kontraktion resp. die der Leistung parallel gehende Stoffwechseltätigkeit, und ist meine Deutung richtig, so muß sich die gleiche Struktur auch in andern kontraktilen Zellen des *Ascaris*-Körpers finden, was tatsächlich zutrifft. Was weiterhin dafür spricht, brauche ich nicht nochmals aufzuzählen, denn alles, was gegen die Stützfasernatur spricht, spricht auch für diese Deutung. Die Probe darauf läßt sich natürlich durch das Experiment machen; was dieses ergab, wird weiter unten im Zusammenhang geschildert werden. In welcher Weise wir uns den Zusammenhang mit der Funktion vorzustellen haben, die Beziehungen zum Kern, Herkunft und Schicksal des Chromidialapparats und alle die daran anschließenden Fragen sollen erst später im Zusammenhang erörtert werden, wenn wir die entsprechenden Strukturen anderer Zellarten besprochen haben werden.

b) Die Körpermuskelzellen.

Auch hier sei einiges allgemeinere vorausgeschickt über den

1. Bau der Muskelzellen,

was zum Verständnis der später zu beschreibenden Strukturen erforderlich ist. Das folgende gilt vor allem für die eigentliche Körpermuskulatur, die in einer Lage angeordneten Längsmuskeln. Für die gesondert zu besprechenden Muskelzellen, die zum Darm oder Geschlechtsapparat in Beziehung stehen, werden die notwendigen Angaben dem betreffenden Abschnitt vorausgeschickt werden. An den großen Muskelzellen von *Ascaris* unterscheidet man bekanntlich die kontraktile Rinde von dem plasmatischen Markbeutel, der den Kern enthält. Von dem sackartigen Markbeutel gehen eine Anzahl Fortsätze aus, von denen einer nach einer Medianlinie tritt, um hier die Verbindung mit einer Nervenfaser zu vermitteln. Die andern, die Nebenfortsätze, dienen der Verbindung mit andern Markbeuteln. Das Sarkoplasma des Markbeutels, das auch in die kontraktile Rinde einragt, hat eine stark vakuolisierte Struktur, die aber mit der Funktion sich ändert, wie zuerst APÁTHY (1893) angibt. Sie erscheint manchmal ganz gleichmäßig feinwabig, die einzelnen Waben deutlich in Längsreihen angeordnet, manchmal grob vakuolisiert mit

eingestreuten größern Plasmaansammlungen. Auf das Detail sei hier nicht weiter eingegangen. Der Bau der kontraktilen Rinde, die im Querschnitt das bekannte Hufeisenbild zeigt, war in den 90er Jahren des vergangenen Jahrhunderts Gegenstand lebhafter Auseinandersetzungen zwischen Bütschli (1892), Rohde (1892) und Apáthy (1893, 1894). Die kontraktile Substanz ist bekanntlich in längsverlaufenden Platten angeordnet, die auf dem Querschnitt die bekannte radiale Anordnung zeigen. Bereits 1874 erkannte Bütschli zwischen den kontraktilen Leisten eine feine Zwischenlinie, die in den spätern Auseinandersetzungen eine wichtige Rolle spielt, die Zwischenleiste. Wir wollen auf die Kontroversen hier nur soweit eingehen, als es für unsere spätern Erörterungen nötig ist. Bütschli (1892) suchte nachzuweisen, daß die kontraktilen Leisten aus Reihen hintereinander gestellter Waben aufgebaut seien; ebenso sollte der Raum zwischen den Leisten durch 2 Wabenreihen gebildet sein, deren zusammenstoßende Wände die Zwischenleiste bilden. Dem wendet sich Apáthy entgegen, indem er zeigte, daß die kontraktile Leiste aus einzelnen radiär nebeneinander gestellten Fibrillen besteht, wie besonders durch Vergoldung gezeigt werden kann. Ich muß dieser Darstellung, resp. ihrer Modifikation durch K. C. Schneider zustimmen. Auch ich sehe in den kontraktilen Leisten eine Grundsubstanz, in der eine bestimmte Struktur nicht nachgewiesen werden konnte, und dieser eingelagert längsverlaufende homogene Myofibrillen, die im Querschnitt nach Vergoldungen als scharf gestochene schwarze Punkte erscheinen. Sie liegen radial hintereinander, oft in zwei Reihen angeordnet; ihre Fibrillennatur tritt deutlich in etwas schräg geführten Schnitten hervor und besonders in der Art der Insertion, von der in den betreffenden Arbeiten gar nicht die Rede ist. Eine *Ascaris*-Muskelfaser zeigt nämlich in ihrer ganzen Länge Insertionen an der Cuticula. Aus den kontraktilen Leisten treten fortgesetzt einzelne Fibrillen heraus, die die Subcuticula längs durchsetzen und an der innersten Lage der Cuticula, oft mit knopfförmigen Verdickungen, inserieren. Es ist dies auch der Grund, weshalb die einzelnen Leisten nicht die ganze Länge der Zellen durchziehen, sondern sich vorher erschöpfen. Auch die Existenz der Zwischenleiste, so wie sie Bütschli annahm, leugnet Apáthy. Nach ihm findet sich zwischen den kontraktilen Leisten eine homogene Flüssigkeit, die aber regelmäßig von genau radiär verlaufenden Fibrillen durchsetzt wird. Desgleichen sind längs verlaufende Fibrillen vorhanden, die durch senkrechtes Umbiegen der

radiären entstehen. Diese besonders durch Vergoldung darzustellenden zarten Fibrillen stammen aus dem Mark der Muskelzelle, wo sie vor allem an der Grenze der kontraktilen Leisten wellig gewunden verlaufen und ihre Seitenzweige zwischen die kontraktilen Leisten schicken. Aber nicht nur in die zwischen der kontraktilen Rinde liegende Marksubstanz, sondern auch in die Markbeutel sind die Fibrillen zu verfolgen, wo sie sich zu dickern vereinigen, vielfach anastomosieren und vor allem unter der Markbeutelwand verlaufen. Von hier sollen sie zu einer dicken Fibrille vereinigt in den sog. Nervenfortsatz treten, mit diesem zur Bauch- oder Rückenlinie gelangen und unter Aufsplitterung in die einzelnen Neurofibrillen der Nervenfasern übergehen. Aber auch in den Zwischenleisten erreichen die Fibrillen nicht ihr Ende, sondern treten hier hindurch in die Subcuticula, vereinigen sich hier mit andern und bilden eine der dicken circulären Subcuticularfibrillen. Die ganze Subcuticula ist von einem solchen Fibrillengeflecht durchsetzt, das dann vorn mit dem Nervenring in Verbindung steht. Die Fibrillen der Muskelzelle sind daher Neurofibrillen. Diese Schilderung APÁTHY's ist seitdem nur noch von K. C. SCHNEIDER kontrolliert worden, obwohl die überaus merkwürdigen Angaben eine Nachprüfung dringend erforderten. SCHNEIDER gibt im wesentlichen APÁTHY's Angaben wieder, erklärt aber, ohne näher auf den Gegenstand einzugehen, die Fibrillen für Stützfibrillen und glaubt, daß sie sich in der Subcuticula wie in den Körperlinien nur mit den dortigen Fibrillen durchflechten. Was zunächst nun das Verhalten in der Muskelzelle betrifft, so finde ich genau das gleiche wie APÁTHY, besonders deutlich bei Anwendung der Methode mit Hämatoxylin-Chromsaurem Kali. (*Ascaris megalocephala* ist hier das günstigere Objekt.) Mir scheint es allerdings, daß auch BÜTSCHLI recht hat mit seiner Deutung der Zwischenleiste. Die Fibrillen verlaufen eben in dieser durch das Aneinanderstoßen der beiden Wabenwände, die ich deutlich sehe, gebildeten Lamelle. In keiner Hinsicht aber kann ich APÁTHY's Deutung beistimmen, daß es sich um Neurofibrillen handele, so wenig wie ROHDE, der von APÁTHY deshalb heftig angegriffen wurde, und sehe mit K. C. SCHNEIDER in den Fibrillen nur Stützfibrillen. Das Übertreten der Fibrillen in die Subcuticula ist allerdings deutlich zu verfolgen, besonders an den dickern Fibrillen, die dem Rand der kontraktilen Leisten entlang ziehen, ebenso deutlich sehe ich aber auch, vor allem an Längsschnitten, daß die Fibrillen schräg nach vorn gestreckt die Subcuticula durch-

setzen und an der Cuticula inserieren. Gewöhnlich verläuft eine Stützfibrille sogar gemeinsam mit einer Myofibrille zur Cuticula, und wenn mehrere nebeneinander verlaufen, so geben die Fibrillen in ihrem Verlauf in der Subcuticula genau das Längsschnittbild von Leiste und Zwischenleiste wieder. Allerdings biegen auch andere Fibrillen circulär in die Subcuticula um, wo sie verschwinden. Aber auch innerhalb der Muskelzelle verbinden sich durchaus nicht alle Fibrillen schließlich miteinander, es gibt vielmehr reichlich Fibrillen, die gestreckt von einer Zwischenleiste zur gegenüberliegenden ziehen. Diese Fibrillen sind also sicher von der Vereinigung mit dem in den Nervenfortsatz eintretenden Strang ausgeschlossen. Aber auch hier kann ich APÁTHY nicht zustimmen, wenn ich auch hier zugeben muß, diesen Punkt nur nebenbei untersucht zu haben. Ich finde aber durchaus nicht in jedem Markbeutelfortsatz, der zu einem Nerven tritt, einen axialen Fibrillenstrang, sehe auch nicht den Übergang in die deutlich vorhandenen Neurofibrillen der Nervenfasern. Ich sehe vielmehr den Markbeutelfortsatz mit seinem ganz verdünnten Ende in Form einer stark tingierten, scharf konturierten Kuppe in den Nerven vorspringen. Wenn man übrigens bedenkt, wie viele Nervenfortsätze sich hintereinander mit einer und derselben Nervenfaser verbinden — die Innervierung geschieht ja nicht so, daß jede Muskelzelle ihre Nervenfaser hat, sondern sozusagen nach dem Prinzip der Parallelschaltung — und in wie viele Primitivfibrillen sich jedesmal der dicke Axialstrang zerlegen muß, so ergibt sich eine solche unmögliche Zahl von Fibrillen für die einzelne Nervenfaser, daß schon deshalb APÁTHY's Deutung nicht das Richtige treffen kann. Was die Subcuticularfibrillen betrifft, so ist kein Zweifel, daß sie stützender Natur sind und die Verbindung mit dem Nervenring durchaus nicht nachzuweisen. Leider hat APÁTHY diese wichtigsten Punkte nur sehr kurz behandelt, und in Aussicht gestellte weitere Mitteilungen sind nicht erschienen. Möglicherweise hat er sich selbst inzwischen von der Irrtümlichkeit seiner Deutung überzeugt, da in seiner Hauptarbeit gerade von *Ascaris* auffallend wenig die Rede ist (1897).

Die Muskelzelle von *Ascaris* ist also von einem komplizierten Stützfibrillensystem durchsetzt, das gleichzeitig auch ihre enge Verbindung mit Subcuticula und Cuticula bewerkstelligt. Die Anordnung ist sichtlich eine mechanisch bedingte und läßt das ganze wohl elastische System als innern Antagonisten der Kontraktion erscheinen. Wir sind auch hier auf das stützende System etwas genauer ein-

gegangen, um von vornherein einer Verwechslung mit dem jetzt zu beschreibenden Chromidialapparat vorzubeugen.

2. Der Chromidialapparat der Muskelzellen.

α) Die Körpermuskelzellen.

Wir wollen die Darstellung des Chromidialapparats mit den gewöhnlichen Körpermuskelzellen beginnen, die allerdings für das Studium der Struktur viel weniger geeignet sind als die später zu besprechenden besondern Funktionen dienenden Zellen. Denn gerade in den Körpermuskelzellen ist der Chromidialapparat meist nicht nachzuweisen; die Art, wie er aber dann auftritt, wenn er vorhanden ist, wird uns gerade eine besondere Stütze für unsere Auffassung dieser Struktur sein. Was bereits über das färberische Verhalten der Chromidien des Oesophagus gesagt wurde, gilt in gleicher Weise auch für die entsprechenden Strukturen der Muskelzellen. Am schönsten werden sie hier durch verdünntes DELAFIELD'sches Hämatoxylin bei Stückfärbung dargestellt; es färbt sich dann das Sarkoplasma gar nicht, die kontraktile Rinde blaß bläulich und nur das Chromatin des Kerns sowie der Chromidialapparat intensiv blau. Der allgemeine Eindruck des Schnittbildes ist wieder der gleiche wie bei den Oesophaguszellen: in reichlichen Schlingen durcheinandergewundene Fäden, die das Sarkoplasma erfüllen. Auch hier wieder auffallend die vorzugsweise Anordnung in der Umgebung des Kerns sowie das Variieren in Masse und Umfang. Wie gesagt, ist der Apparat in der gewöhnlichen Körpermuskulatur nur selten anzutreffen, viel häufiger in der Muskulatur des männlichen Hinterendes, worauf später noch einzugehen ist. Die abgebildeten Beispiele[1]) Fig. 16, 17, 28 beziehen sich auf solche Zellen, Fig. 28 eine der dorsalen Muskelzellen, die die Schwanzspitze heben im sagittalen Längsschnitt, Fig. 16 eine ventrale Zelle im Querschnitt, Fig. 17 ebenso vom hintersten Ende. Die Kerne zeigen in den Zellen eine verschiedene Struktur, worauf später noch einzugehen ist. Eine konzentrisch geschichtete perinucleäre Zone, wie sie von den Oesophaguszellen geschildert wurde, ist in Fig. 28 zu sehen, den andern Zellen fehlt sie. In den großen Körpermuskelzellen des Rumpfabschnitts ist sie oft sehr mächtig ausgebildet, fehlt dann aber auch wieder vollständig, was zweifellos mit der Funktion zusammenhängt,

1) In den Abbildungen ist der Chromidialapparat genau mit dem Zeichenapparat wiedergegeben, alles andere aber nur angedeutet.

da es mit Strukturveränderungen des Zelleibs Hand in Hand geht. Die Verlaufsrichtung der Chromidialstränge ist ziemlichen Schwankungen unterworfen; in der Umgebung des Kerns ist es immer eine etwa circuläre, so daß der Kern in ein Fadenkörbchen eingeschlossen erscheint. Weiter entfernt vom Kern scheint meist das mechanische Moment der Spannung in der Zelle die Richtung zu bedingen, da gewöhnlich dort ein Längsverlauf vorherrscht. So typisch wie in Fig. 28 tritt dies allerdings nicht immer auf, oft ist sogar überhaupt keine Richtung vorherrschend (Fig. 16). Bei geringer Ausbildung des Markbeutels wie in den kurzen Längs- und Transversalmuskeln des Hinterendes wird dieser vollständig vom Chromidialapparat erfüllt, wie Fig. 17, 28 zeigen, die Muskelzellen vom gleichen Typus im Längs- und Querschnittsbild wiedergeben. Ist ein kräftiger Markbeutel vorhanden, so dringen nur wenige Fasern oder auch gar keine in seine äußern Schichten ein, die meisten finden sich nur in der nähern Umgebung des Kerns. Die sarkoplasmatische Grundlage des Rindenteils enthält ebenfalls nur wenige oder gar keine Teile des Chromidialapparats.

Was über den feinern Bau der Chromidialstränge oben für die Oesophaguszellen angegeben wurde, gilt im großen Ganzen auch für die Muskelzellen. Allerdings ist die Variabilität hier keine so große, das Volumen nur in geringen Grenzen schwankend. Auch trifft man viel seltner Verästelungen oder Aufsplitterung in zartere Stränge, ferner wohl nie die kurzen doppelkeulenförmigen Fäden. Die relativ viel zartern Fäden der Muskelzellen lassen sich vielmehr meist auf große Strecken im Schnitt verfolgen, wie besonders die bei schwächerer Vergrößerung gezeichnete Fig. 28 zeigt. Entsprechend der größern Zartheit ist es hier auch schwer in die feinere Struktur einzudringen; an dickern Fäden läßt sich aber wieder deutlich die feine Vacuolisation erkennen.

Es ist schon darauf hingewiesen worden, daß auch hier in den Muskelzellen für den Chromidialapparat seine Beziehungen zum Kern besonders charakteristisch sind. Eine reichliche Anhäufung von Fäden findet sich immer nur in der Nähe des Kerns; sie werden immer weniger, je weiter man sich vom Kern entfernt. Aber auch direkte Beziehungen sind hier wieder festzustellen. In Fig. 16 sehen wir eine Anzahl Fäden zum Kern herantreten; sie sind bis zur Kernmembran zu verfolgen, wo sie jedenfalls umbiegen, vielleicht aber auch mit ihr in Verbindung treten, was sich nicht mit Sicherheit feststellen läßt. Der unregelmäßigen Form des Kerns möchte

ich weiter keine Bedeutung beilegen, wenn sie mir in dem vorliegenden Präparat auch kein Kunstprodukt zu sein scheint. Noch mehr sind die Kernbeziehungen in Fig. 17 ausgeprägt. Die meisten Fäden haben einen Längsverlauf, erscheinen deshalb im Querschnitt als Punkte. Wir sehen nun, daß die ganze Kernmembran dicht mit solchen Punkten besetzt ist und zwar so, daß es unmöglich ist, zu entscheiden, ob sie ihr an- oder eingelagert sind. Fig. 17b gibt vom folgenden Schnitt die Kernregion wieder. Vom Kern ist der periphere Teil getroffen und nur bei tiefer Einstellung sichtbar; auf seiner Oberfläche sehen wir jetzt das Flechtwerk der gewundenen Fäden, die im vorhergehenden Schnitt als Punkte erschienen waren.

Degenerationsbilder wie in den Oesophaguszellen sind mir in den gewöhnlichen Körpermuskelzellen nicht vorgekommen. Dagegen habe ich oft Bilder gesehen, die auf die Neubildung des Chromidialapparats jedenfalls zu beziehen sind. In Muskelzellen, die keine Spur des Apparats aufweisen, findet man oft neben dem Kern große chromatische Körper liegen. Da der Kern denn auch einen unregelmäßigen, eingebuchteten Kontur zeigt (Fig. 21, 22), so glaube ich nicht fehl zu gehen mit der Abnahme, daß es sich um aus dem Kern ausgestoßene Chromatinkörper handelt. In Fig. 22 ist ein Kern wiedergegeben, der diese Ausstoßung zu zeigen scheint, — scheint, weil bei solchen Bildern ein sicheres Urteil nicht leicht ist. Außerdem liegen noch 2 kleine Chromatinkugeln neben dem Kern, die genau den im Kern liegenden gleichen. Als ein weiteres Stadium der Chromidienbildung möchte ich Fig. 6 anführen. Sie gibt eine kleine Partie aus dem Sarkoplasma einer großen Muskelzelle des Vorderendes nach einem Vergoldungspräparat wieder. Die Zelle ist bis auf eine Partie in der Umgebung des Kerns dicht von mit Gold geschwärzten Körnchen, Stoffwechselprodukten, erfüllt (*a*). In der circumnucleären Partie finden wir nur einzelne große geschwärzte Kugeln (*k*) und außerdem längliche Körper vom Aussehen der Chromidialstränge, aber noch relativ kurz und isoliert verlaufend. Sie fallen sogleich durch ihre knotige, perlschnurartige Gestalt auf. Ein Vergleich der wiedergegebenen Stränge x, y, z, — die Figuren wiederholen sich immer wieder — läßt den Eindruck gewinnen, daß von einem länglichen Chromatinkörper aus die Bildungen durch Knospung hervorgehen. Daß wir es in der Tat hier auch mit den Chromidialsträngen zu tun haben, beweisen später zu schildernde Strukturen der Dilatatorzellen des Enddarms, die bei unzweifelhaften Chromidialsträngen das gleiche Strukturbild bisweilen zeigen.

Die typische Vacuolisation findet sich hier auch, ist aber in dem abgebildeten Goldpräparat nicht zu erkennen.

Es ist nun ebenfalls wieder der Beweis zu erbringen, daß die beschriebenen Strukturen nichts mit stützenden Fibrillen zu tun haben. Die Anordnung der Stützfibrillen, von APÁTHY als Neurofibrillen beschrieben, wurde bereits oben dargelegt, und es geht schon daraus hervor, daß ein Zusammenhang beider Bildungen nicht besteht, daß sie vielmehr nebeneinander existieren. Ein Blick auf APÁTHY's Abbildungen zeigt ebenso wie meine eigenen Präparate, daß in keinem Punkt Übereinstimmung zwischen dem Chromidialapparat und jenen Fibrillen herrscht. Letztere sind besonders reichlich in der kontraktilen Rinde vorhanden, erstere besonders im Mark entwickelt. Auch die dickern unter den Stützfibrillen erreichen nicht den Umfang der Chromidialfasern, erstere erscheinen immer als haarscharf gezogene, feine Linien, die bei ihrem gleichmäßigen Verlauf nahe der kontraktilen Rinde in einem Schnitt oft sehr weit zu verfolgen sind. Nie zeigen die Stützfibrillen auch solche Verschlingungen wie die Chromidialfasern, während umgekehrt diese auch niemals einen so gleichmäßig welligen Verlauf zeigen wie z. B. die dicht der kontraktilen Rinde anliegenden radiären Fibrillen. Von einer Verbindung beider Systeme war nie etwas zu sehen, ebenso wenig ein Abgeben von Seitenästen oder Aufteilen der Chromidialstränge in der Art, wie es die Stützfibrillen zeigen. Sodann kommt außer den wichtigen Beziehungen zum Kern, von denen die Stützfibrillen nichts erkennen lassen, da sie im Markbeutel gewöhnlich stark peripher verlaufen, ja auch das färberische Verhalten in Betracht. Die Stützfibrillen sind gewöhnlich nur ganz blaß oder auch gar nicht gefärbt, wenn der Chromidialapparat seine intensivste Tinktion angenommen hat. Gerade das, was den Chromidialapparat am schönsten zeigt, reine Kernfärbungen, läßt von den Fibrillen fast gar nichts erkennen, die zu ihrer Darstellung Vergoldung oder eine Beizfärbung benötigen. Von einer feinern Struktur ist an den Fibrillen ebenfalls nichts wahrzunehmen, und schließlich erscheinen sie, wenn sie dargestellt sind, immer in der gleichen Weise, während für den Chromidialapparat gerade seine wechselnde Ausbildung charakteristisch ist, ja sogar sein vollständiges Fehlen in bestimmter Gesetzmäßigkeit.

Liegen also keine Stützfibrillen vor, so führt uns alles wieder zu dem Schluß, daß es sich um funktionelle Strukturen handelt, Strukturen, deren Ausbildung mit der Zelltätigkeit wechselt. Doch

wollen wir die Begründung dieses Schlusses erst am Ende dieses Kapitels für alle Muskelzellen gemeinsam geben.

β) Die Muskelzellen des Spicularapparats.

Zur Bewegung der charakteristischen Begattungsorgane der männlichen Spulwürmer, der Spicula, dienen 2 Gruppen von Muskelzellen, die Exsertoren und Retractoren. Erstere bestehen aus 4 flachen, bandartigen Muskelzellen, die als Mantel die Spiculascheide umgeben, letztere sind 2 langgestreckte Zellen, die an der Basis des Spiculums inserieren und dann ziemlich weit nach vorn ziehen, um dorsal an der Körpercuticula sich anzuheften. In beiden Zellarten ist der Chromidialapparat, wenn auch in verschiedener Ausbildung, anzutreffen.

Die Exsertoren zeigen die gleiche Form des Apparats, die wir von den Körpermuskelzellen beschrieben haben. Die in der gleichen Weise färbbaren Stränge erfüllen das hier nicht sehr reichlich vorhandene Sarkoplasma. Sie finden sich wieder besonders dicht in der Umgebung des Kerns und können auch dieselben Beziehungen zur Kernmembran zeigen. Der Verlauf ist hier ein vorwiegend longitudinaler, wie der Querschnitt Fig. 18 zeigt, was bei der langen, bandartigen Form der Zelle verständlich erscheint. Weiter will ich nicht auf diese Zellen eingehen, um mich nicht zu wiederholen, da so ziemlich alles über die Körpermuskeln Gesagte auch hier zutrifft.

In den Retractorzellen des Spiculums (Fig. 19) erscheint der Chromidialapparat meist etwas anders als in andern Muskelzellen, wenn auch alle wesentlichen Punkte übereinstimmen. In diesen Zellen verhält sich auch das Sarkoplasma abweichend, indem es in annähernd parallele, aber doch immer wieder miteinander verbundene Lamellen differenziert ist, die senkrecht zur Kontraktionsrichtung stehen. Ein ähnlicher Bau ist auch sonst z. B. bei Hirudineen bekannt, und hat jedenfalls eine mechanische Bedeutung. Innerhalb dieses Sarkoplasmas liegen nun wieder die Chromidialstränge. Auch hier haben sie die dichteste Anordnung in der Nähe des Kerns, nehmen ab, je weiter man sich von diesem entfernt. Es fällt sofort auf, daß die den Chromidialapparat zusammensetzenden Fäden hier viel zarter sind als in den bisher angeführten Fällen. Da sie auch viel stärker gewunden verlaufen, so läßt sich ein einzelner Faden selten auf größere Strecken verfolgen. Die Anordnung ist im allgemeinen eine ziemlich regellose, so daß ein Schnitt nach jeder Richtung durchschnittene Fäden enthält. Immerhin sieht man

aber auch vielfach einzelne Fäden den erwähnten Lamellen eingelagert einen zur Kontraktionsrichtung senkrechten Verlauf bevorzugen. An mehreren Stellen, nie sehr weit vom Kern entfernt, fällt auf, daß die Fäden als dichter zusammengeballte Knäuel Inseln bilden (*i*), in denen die Fäden so eng verschlungen sind, daß der einzelne nicht mehr zu verfolgen ist. Auf die Deutung dieser Erscheinung werde ich gleich zu sprechen kommen. Eine feinere, etwa vacuolisierte Struktur läßt sich in den Fäden wegen ihrer Feinheit nicht nachweisen, dagegen sieht man sie stellenweise aus verbundenen Körnerreihen aufgebaut (*k*). Es sind dies hier wirkliche Körner, nicht etwa durch den welligen Verlauf bedingte optische Schnitte, wie es z. B. in der Muskelzelle, Fig. 17, der Fall ist.

Das abgebildete Präparat vermag auch einigen Aufschluß über die nucleäre Entstehung des Chromidialapparats zu geben. Wir sehen den Kern ausgefüllt von einer traubig zusammengeballten Masse großer Chromatinkugeln. Eine ebensolche Kugel liegt auf der Kernmembran und ist entweder im Begriff aus dem Kern auszutreten oder gerade ausgetreten, was natürlich schwer zu entscheiden ist. Im Sarkoplasma finden sich nun hier und da ebensolche Kugeln vor (*chr*), die ihrem Aussehen nach mit den Chromatinkörpern des Kerns identisch sind und, wie ich glaube, auch aus dem Kern stammen. Ein merkwürdiges Bild bieten 3 solcher Kugeln (*chr*^{1}), die dicht beieinander liegen und durch einen ebenfalls chromatischen Strang miteinander in Verbindung stehen. Ich sehe hierin den Beginn der Chromidialfädenbildung und möchte dieses Bild mit den oben beschriebenen Strukturen aus einer Körpermuskelzelle (Fig. 6) direkt vergleichen. Von hier aus werden auch die beschriebenen Fadeninseln verständlich, es sind die Fäden, die aus einer Chromatinkugel sich gebildet haben und noch in einem Knäuel zusammenliegen, bevor sie sich durch die Zelle zerstreuen. Die Umbildung hat man sich vielleicht ähnlich zu denken wie die bekannten Vorgänge in den Nucleolen des Amphibieneies, ein Vergleich, auf den wir später noch zurückkommen müssen.

γ) Der Dilatator des Chylusdarms.

Wir wenden uns nunmehr den kompliziertesten und interessantesten Muskelzellen des *Ascaris*-Körpers, den Dilatatoren des Chylusdarms, zu, die auch inbezug auf den Chromidialapparat am reichlichsten ausgestattet sind. Die beiden riesigen Zellen funktionieren gleichzeitig als Dilatator des Chylusdarms und als Compressor des Ductus ejaculatorius, wie Voltzenlogel (1902) erkannte, nachdem Gilson

u. PANTEL (1894) die einzelnen Teile der Zellen richtig beschrieben hatten. Da ich VOLTZENLOGEL's Darstellung nichts Wesentliches zuzufügen habe, gebe ich sie hier wieder und füge zum bessern Verständnis die etwas schematisierte, körperlich gedachte Textfig. C bei.

„In den Hauptzügen kann ich nach meinen Beobachtungen diese Darstellung (von GILSON u. PANTEL) bestätigen. Vor allem ist es richtig, daß der ganze complicirte Apparat nur aus 2 Zellen gebildet ist, deren Kerne rechts und links an der ventralen Seite des Darms gelegen sind (Fig. C *k*). In einigen Punkten bestehen aber Abweichungen. So muß ich zunächst hervorheben, daß gewisse

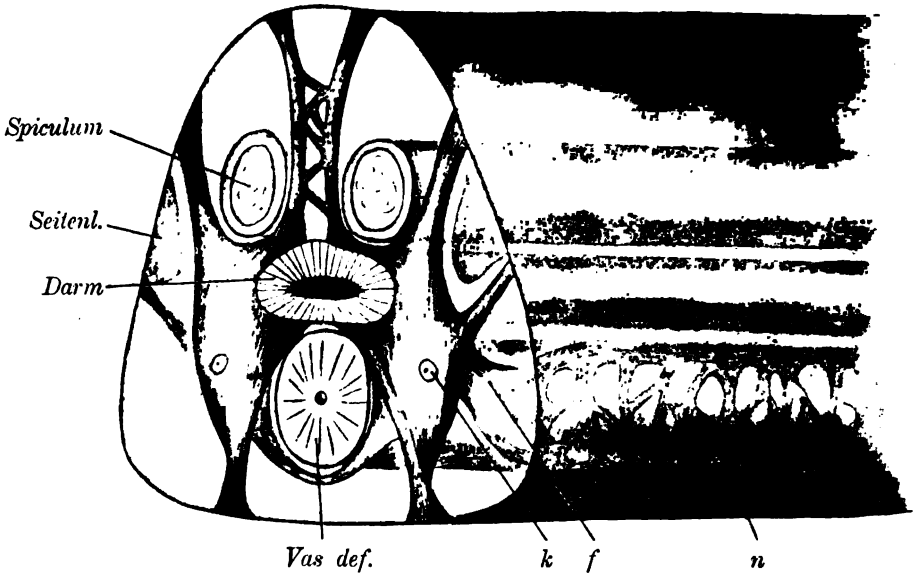


Fig. C.

Unterschiede zwischen den Männchen und den Weibchen vorhanden sind und daß auch die Männchen von *A. megalocephala* und *A. lumbricoides* unter einander nicht völlig übereinstimmen.

Der größere Teil dieser beiden Muskelzellen erscheint fast ausschließlich von Fibrillen eingenommen, etwas größere Protoplasmaanhäufungen finden sich nur in der Umgebung des Kerns. Letzterer ist trotz der außerordentlichen Ausdehnung der Zelle verhältnismäßig klein, kaum doppelt so groß wie die gewöhnlichen Muskelkerne und nur etwa $^2/_3$ so groß wie der Kern der Schließmuskelzelle.

Ich beginne mit den Weibchen, welche infolge des Mangels der Spicula und der Bursalmusculatur etwas einfachere Verhältnisse darbieten. Von jeder Zelle gehen strahlenartig 4 Bündel von Fibrillen aus, welche sich zwischen den Zellen des Hautmuskelschlauchs an die Cuticula anheften, 2 in der dorsalen, 2 in der ventralen Hälfte. Das dorsale Bündel setzt sich zwischen der Rückenlinie und der Seitenlinie, etwas näher der erstern, an, das dorsolaterale an der dorsalen, das dorsoventrale an der ventralen Seite der Seitenlinie, das ventrale zwischen Seitenlinie und Bauchlinie wiederum der letztern etwas näher. In ihrem Verlauf von der Darmwand zur Haut erfahren die Bündel alle eine Drehung um ihre Achse, derart, daß ihre Ansatzpunkte am Darm ungefähr in einer Querschnittsebene liegen, ihre Ursprungspunkte an der Haut aber in die Längsrichtung fallen. Außerdem gibt jede Zelle einen Innervirungsfortsatz ab, welcher an die Bauchlinie tritt. Das Männchen von *Ascaris lumbricoides* schließt sich den Weibchen der beiden Arten nahe an. Ein Unterschied ist hauptsächlich dadurch bedingt, daß die Seitenlinien hier beträchtlich weiter von der Bauchlinie entfernt und der Rückenlinie genähert sind. Dadurch erscheint der Ursprung der dorsolateralen und ventrolateralen Bündel, welche zu den Seitenlinien die ursprünglichen Beziehungen bewahren, etwas weiter dorsalwärts hinaufgerückt. Aber auch das dorsale Bündel entspringt etwas näher der Rückenlinie, augenscheinlich veranlaßt durch die zwischen die beiden dorsalen Bündel eingeschobenen Spiculascheiden. Die ventralen Bündel kreuzen sich mit den ventralen Abschnitten der Bursalmuskelzellen. Bei dem Männchen von *Ascaris megalocephala* sind die Seitenlinien des hintern Körperabschnitts noch weiter gegen die Rückenlinie hinaufgerückt. Die dorsolateralen Bündel haben die typische Beziehung zu ihnen bewahrt, entspringen also an ihrem dorsalen Rande. Der Ursprung der ventrolateralen ist aber um ein beträchtliches Stück vom ventralen Rande der Seitenlinien abgerückt und liegt ungefähr in der Mitte der Seite des Körpers, ziemlich genau halbwegs zwischen dem Ursprung des dorsolateralen und des ventralen Bündels."

Der Ductus ejaculatorius wird im größten Teil seiner Länge von einem Muskelnetz umsponnen. „Den Ursprung nimmt dieses Muskelfasernetz [meine Fig. C*n*] von den 2 großen Dilatatorzellen des Darms. Kopfwärts geben diese je einen starken Protoplasmafortsatz ab [Fig. C*f*], der sich nach kurzem Verlauf sofort in 2 gleich starke Äste teilt, wovon der eine seitlich

dorsal, der andre seitlich ventral auf dem Ductus ejaculatorius nach vorn verläuft. Von diesen Fortsätzen gehen wieder zahlreiche kleinere Querfortsätze ab, die nicht nur unter einander anastomosiren, sondern ebenfalls mit den Ästen der Zelle der andern Seite netzartig in Verbindung stehen. Die Fortsätze sind alle bandförmig. In den hintern Teilen überwiegt noch das Protoplasma, und die Muskelfibrillen sind vorzugsweise an der Peripherie der protoplasmatischen Stränge gelegen. Weiter nach vorn tritt das Protoplasma mehr zurück, so daß die Stränge fast ausschließlich von Muskelfibrillen eingenommen sind.

. . . . . Nach hinten zu entsenden die . . . . Zellen, welche nicht unmittelbar an der Ausmündung des Vas deferens sondern etwas vor dem Darmsphinkter liegen, Fortsätze, die ein ebensolches Netzwerk um den kurzen hintern Teil des Ductus ejaculatorius bilden. [In Fig. C nicht dargestellt.] Ventral bemerkt man zu beiden Seiten des letztern einen stärkern, longitudinal nach rückwärts laufenden Fortsatz. Dieser hintere Teil des Netzwerks endigt dicht vor der Enddarmrinne hinter dem Schließmuskel, mit welchem es ebenfalls verwachsen ist. Seinen Abschluß stellt ein schwacher Faserring dar, der sich um die schräg nach aufwärts gerichtete Mündung des Ductus ejaculatorius legt." Ich kann dem noch hinzufügen, daß auch die beiden dorsalen Fibrillenbündel der Dilatatorzellen miteinander durch ein Muskelnetz verbunden werden, wie Fig. C zeigt.

Der Chromidialapparat ist in diesen Zellen, besonders denen des männlichen *A. lumbricoides*, so mächtig ausgebildet wie in keiner zweiten Zelle des *Ascaris*-Körpers. Fig. 24, ein bei mittlerer Vergrößerung gezeichnetes Übersichtsbild, läßt dies erkennen. Die allgemeine Anordnung ist wieder die gleiche, die wir bisher als typisch erkannten, eine starke Ansammlung von Strängen in der Umgebung des Kerns, der oft in einen dichten Korb eingehüllt erscheint, allmähliches Abnehmen und völliges Schwinden in einer gewissen Entfernung vom Kern. Auch hier ist oft eine Abhängigkeit der Anordnung von mechanischen Faktoren, Druckverhältnissen, zu konstatieren, die den vorwiegend parallelen Verlauf der Fäden im ventralen Teil der Zelle Fig. 24 bestimmen. Es ist dies aber nicht regelmäßig der Fall, sondern in Abhängigkeit von dem jeweiligen Kontraktionszustand. Die komplizierten Verästelungen der Zelle machen die Chromidialstränge nur zum geringsten Teil mit. In die von der Cuticula zum Darm ziehenden Äste (Fig. C) treten sie gewöhnlich gar nicht ein (Fig. 24 a), bisweilen gehen vereinzelte Fäden

eine Strecke weit hinein, zu stärkerer Ausbildung kommt es nicht. In den großen Fortsatz, der zum Vas deferens zieht (Fig. C, *f*) treten meist eine Anzahl Fäden ein, von denen einige sich noch in die beiden Hauptstämme, in die sich der Fortsatz spaltet, erstrecken können; sie nehmen hier eine centrale Lage ein, so daß das Querschnittsbild leicht an eine Nervenfaser mit dicker Neurofibrille erinnert. Nach einer kurzen Strecke verschwinden sie aber vollständig. In die kleinern Verästelungen, besonders in das Muskelnetz des Vas deferens, treten niemals Ausläufer der Chromidialstränge.

Die Mengenverhältnisse der Chromidialstränge wechseln in diesen Zellen nicht so sehr wie in den bisher beschriebenen. Ich finde sie bei *A. lumbricoides* wenigstens immer in gleich reicher Ausbildung. Nur bisweilen findet man Zellen, in denen die Menge eine geradezu erstaunliche ist. Fig. 23 gibt einen Teil einer solchen Zelle wieder, gibt aber nur einen unvollständigen Begriff von dem Gewirre im Präparat. Zellen, in denen der Chromidialapparat ganz fehlte, habe ich nur bei *A. megalocephala* angetroffen, nie bei der kleinern, histologisch günstigern Form.

Was den feinern Bau der Stränge betrifft, so fällt zunächst die große Variabilität im Volumen innerhalb der einzelnen Zelle auf. Im allgemeinen kann man sagen, daß in der Nähe des Kerns die dickern Stränge vorherrschen. Aber auch hier gilt, was für die Oesophaguszellen bemerkt wurde, daß der einzelne Faden in seinem Verlauf nicht gleiches Volumen beibehält. Man werfe zur Erläuterung dieser Verhältnisse einen Blick auf die bei starker Vergrößerung aufs genaueste wiedergegebene Fig. 20. Bei *a* sehen wir einen dicken, durch seine knorrige Form ausgezeichneten Strang, der allmählich in einen gleichmäßig konturierten, feinern Faden übergeht. Bei *b* ist ein ziemlich starker Strang getroffen, der sich plötzlich zu einem ganz zarten Faden verjüngt, um dann wieder anzuschwellen; oder bei *c* und *d* anschwellende und wieder abnehmende Fäden usw. Jedenfalls ist nicht wie bei den vorher beschriebenen Zellen ein allgemeiner Charakter vorherrschend, sondern ein weiterer Spielraum gegeben. Wir haben soeben die eigenartigen knorrigen Stränge erwähnt, die vor allem in der Nähe des Kerns sich finden. Sie sind in dieser Form für unsere Zellen charakteristisch, in keiner andern Zellart so anzutreffen. Bald zeigt ein dickerer Faden an einer Stelle eine perlenartige Anschwellung (*d*), bald sind solche Anschwellungen regelmäßig hintereinander gereiht, bald kugelig, bald länglich, und geben so dem Strang ein perlschnur-

förmiges Aussehen (*c*). Oder diese Anschwellungen sind unregelmäßig knorrig, wie in *e* und *f*, manchmal als einseitig dem Strang aufsitzende Höcker (*a*) ein ganz merkwürdiges Bild hervorrufend. Diese Stellen sind wegen ihres beträchtlichen Umfangs besonders geeignet zum Studium der feinern Struktur. Fig. 26 gibt ein kleines Stück des Stranges *a* bei sehr starker Vergrößerung wieder. Man erkennt vor allem die Vacuolisation, die wir ja auch schon für die Chromidien der Oesophaguszellen angegeben haben, die dort aber nicht einen solchen Ausbildungsgrad erreicht. Die einzelnen Vacuolen sind unregelmäßig geformte Tröpfchen einer stark lichtbrechenden Substanz. Sie sind eingebettet in eine nicht sehr stark färbbare Grundsubstanz von nicht zu analysierender Struktur. Die intensive Färbbarkeit des Ganzen beruht auf zahlreichen feinen Chromatinpartikelchen, die dicht aneinander gelagert in die Grundsubstanz gebettet sind.

Die in den bisher besprochenen Fällen stets nachweisbaren Beziehungen zum Kern sind auch bei diesen zu statuieren. Gewöhnlich ist wieder um den Kern eine konzentrisch geschichtete Plasmazone nachzuweisen, von der Züge in das übrige Plasma ausstrahlen können. In diese Zone dringen im allgemeinen die Chromidialfäden nicht ein. Bisweilen aber treten einzelne Fasern doch hindurch und verlaufen direkt zum Kern; es ist dies z. B. in dem abgebildeten Schnitt Fig. 20 der Fall. Wir sehen hier einzelne Äste des langen Fadens *g* durch die circumnucleäre Zone hindurch zum Kern verlaufen und hier an der Membran ansetzen. Bei der intensiven Färbbarkeit der äußersten Zone des Kerns ist es unmöglich zu entscheiden, ob der Faden mit der Kernmembran verlötet oder ins Innere des Kerns dringt. Auffallend ist aber, was ich öfters beobachtete, daß an derselben Stelle, an der sich der Faden der Kernmembran anlegt, im Innern des Kerns ein scharfer Strang, der durch den Kern zieht (*st*) ebenfalls inseriert. Ein Zusammenhang beider in irgend einer Weise dürfte nicht von der Hand zu weisen sein.

Finden wir in diesen Muskelzellen nun auch Strukturen, die auf einen Verbrauch, resp. Neubildung des Chromidialapparats schließen lassen? Ohne Zweifel gehören hierher die dicken knorrigen Stränge, die oben geschildert wurden. Ich glaube, daß von ihnen der Ersatz der verbrauchten Stränge ausgeht, die bei diesen Zellen fortwährend neu gebildet werden. Man findet diese Bilder ja auch nicht in allen Zellen, wenn vorhanden, dann aber gleich in großer Zahl und

in der Nähe des Kerns. Man sieht von ihnen oft Seitenäste ausgehen, die hervorzusprossen scheinen. Wenn ich die in Fig. 20 sich findenden Stränge zu einer genetischen Reihe zusammenstellen sollte, würde sie etwa die Reihenfolge *e*, *a*, *f*, *c*, *d* haben. Wo allerdings die knorrigen Ausgangsstämme herkommen, ist damit nicht gesagt, ein Vergleich aber mit den über Fig. 6 u. 19 Gesagten legt eine ähnliche Entstehung aus dem Kern entstammenden chromatischen Körpern nahe. Als Auflösungsbilder deute ich wohl mit Recht Bilder, wie sie in Fig. 27 wiedergegeben sind, die oft gänzlich fehlen, dann aber auch wieder in einzelnen Zellen besonders häufig sind. Bei schwacher Vergrößerung hat es den Anschein, als ob einzelne Stränge mittlerer Dicke spiralig aufgeschnurrt seien. Bei starker Vergrößerung erhält man dann das Bild von Fig. 27. Der Kontur des Stranges ist unregelmäßig geworden, die Vacuolisierung nicht mehr oder nur wenig zu erkennen. Die beschriebenen Chromatinkörnchen haben sich zu unregelmäßig geformten Klumpen und Brocken zusammengeballt, die hintereinanderliegend dem Strang sein charakteristisches Aussehen verleihen. Als Degenerationszustand des gesamten Apparats betrachte ich Bilder, die ich bisweilen antraf und in Fig. 25 dargestellt habe. Die Stränge sind weniger färbbar als gewöhnlich und nehmen bei Hämatoxylin-Eosin-Färbung einen mehr rötlichen Ton an. Sie sind nicht recht scharf konturiert und machen einen verquollenen Eindruck. Auch erscheinen sie mehr schlauchförmig, indem sich die äußere Zone etwas dunkler tingiert als die homogen erscheinende innere. Ihr Umfang ist ziemlich beträchtlich; zwischen den Strängen finden sich große blaß gefärbte Brocken (*br*) von ovaler Form, die nicht etwa Schnittbilder darstellen.

Daß auch in diesem Falle nicht ein Stützapparat vorliegt, geht wohl aus der ganzen Beschreibung hervor. Das färberische Verhalten, die Anordnung nur in der Nähe des Kerns und die Beziehungen zu diesem, das Fehlen in den einer Stütze am ehesten bedürftigen peripheren Fortsätzen, die Struktur der Stränge, ihre Bildungs- und Degenerationszustände lassen dies unmöglich erscheinen. Übrigens sind in Fig. 20 die wirklichen Stützfibrillen, jene zarten Fibrillen, die Apáthy aus den Körpermuskelzellen als Neurofibrillen beschrieb, zu erkennen (*fi*). Bei dieser den Chromidialapparat stark tingierenden Färbung erscheinen sie als ganz blasse zarte Fädchen, die hauptsächlich in Längsrichtung verlaufen und in die Muskelfortsätze zu verfolgen sind. Die mit *fi* bezeichnete Fibrille tritt gerade aus

einem solchen Fortsatz in den Zellkörper ein. Wir schließen also auch hier wieder auf funktionelle Strukturen, was jetzt für die sämtlichen beschriebenen Muskelzellen besprochen werden soll.

Wenn meine Annahme richtig ist, daß der Chromidialapparat der Muskelzellen eine funktionelle Struktur darstellt, so müssen einmal Beziehungen zwischen der Ausbildung des Apparats und dem Tätigkeitszustand des Muskels zu erkennen sein, es muß ferner der Apparat Beziehungen zeigen zur Funktionsintensität des Muskels. Und dies trifft beides in der Tat zu. Beginnen wir mit letzterm Punkt, so läßt sich eine vollständige Reihe aufstellen, in der die quantitative Ausbildung des Chromidialapparats mit der Funktionsintensität Hand in Hand geht. Zunächst ist er bei der größern, aber trägern *A. megalocephala* immer geringer vorhanden als bei der lebhaftern *A. lumbricoides*, und hier sind wieder die beweglichern Männchen bevorzugt. Am geringsten ist hier die Struktur in den großen Körpermuskelzellen ausgebildet, nur hier und da zu finden. Es ist dies begreiflich auf Grund unserer Annahme, da die Bewegungen des ganzen Körpers unter natürlichen Bedingungen keine sehr lebhaften sind. Wesentlich besser ausgestattet ist dann aber das männliche Hinterende, dessen Muskelzellen meistens den Apparat aufweisen, entsprechend der lebhaftern und kräftigen Bewegung dieses Teils beim Umklammern des Weibchens. Auffallend ist dabei, daß die Struktur immer gruppenweise in den Zellen auftritt. Ich fand sie entweder nur in dorsalen oder nur in ventralen Zellen, die ja von verschiedenen Nervenstämmen aus versorgt werden. Dies könnte in einem Objekte ein Zufall sein, in verschiedenen Präparaten jedoch, die auf mannigfaltige Weise behandelt waren, muß dies seine besondere Bedeutung haben. Und diese wird, da es sich in den beiden Muskelgruppen um Antagonisten handelt, nur auf Grund einer funktionellen Struktur verständlich; wozu noch kommt, daß gerade die ventralen Zellen, die hauptsächlich das Einrollen des Hinterendes besorgen, am häufigsten den Chromidialapparat zeigen. Das gleiche trifft auch für das oft gänzliche Fehlen des Apparats zu; denn mit Konservierung oder dergleichen kann es nicht zusammenhängen, da es sich um gleichmäßig behandelte Objekte dreht und man bei Verarbeitung reichen Materials ja wohl auch zu erkennen lernt, was gut und was schlecht konserviert oder gefärbt ist. Die größte und komplizierteste Muskelzelle schließlich, die an Funktionsmannigfaltigkeit wohl nicht so leicht von einer andern Zelle übertroffen

wird, zeigt dann den Chromidialapparat auch in einer extrem mächtigen Entwicklung. Ich denke, diese Reihe beweist schon allein die Richtigkeit meiner Ansicht.

Dazu kommen dann alle die Gründe, die gegen eine andere Deutung angeführt wurden, das färberische Verhalten, die Anordnung, die feinere Struktur, die Beziehungen zum Kern. Besonders letztere erscheinen von größter Wichtigkeit, wenn man an die allbekannten Tatsachen die Bedeutung des Kerns für die Zellfunktion betreffend denkt. Und auch das, was über Strukturveränderung, Degenerations- und Neubildungsstadien gesagt wurde, ist nur in der gleichen Richtung zu verwerten. Dazu kommt nun vor allem noch die Tatsache, daß in andern stark funktionierenden Zellarten des *Ascaris*-Körpers der Chromidialapparat nachzuweisen ist und daß hier seine Abhängigkeit vom Funktionszustand direkt festgestellt werden kann und daß meiner Überzeugung nach zahlreiche aus andern Zellarten beschriebenen Strukturen nichts anderes als einen Chromidialapparat darstellen.

Alle diese Gründe sind aber nicht so bindend wie

der experimentelle Nachweis,

daß mit der Funktionsintensität sich auch die Strukturen ändern. Die betreffenden Versuche, die eine kräftige Muskelarbeit bezweckten, wurden mir durch das liebenswürdige Entgegenkommen und die freundliche Mithilfe des Herrn Privatdozenten Dr. WEINLAND ermöglicht, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen Dank sagen möchte. Eine kräftige Muskeltätigkeit wurde einmal durch Tetanisieren erzielt. Die Versuchsanordnung war eine sehr einfache; die frischen Tiere wurden in eine Schale auf feuchtes Filtrierpapier gebracht, die auf einem auf Körpertemperatur regulierten Wasserbad schwammen. Als Elektroden dienten Nadelelektroden, die vorn und hinten in das Tier eingestochen wurden und die Schläge eines mittlern Induktoriums zuleiteten. Der Wurm verfiel dann in kräftigen Tetanus, in dem er sich auf etwa $^2/_3$ seiner Länge verkürzte. Eine andere Methode, starke Muskeltätigkeit hervorzurufen, ergab sich aus einer zufälligen Beobachtung Dr. WEINLAND's. Dieser hielt Ascariden zum Zweck eines Stoffwechselversuchs in Wasser, dem etwas Phenolphthaleïn in alkoholischer Lösung zugesetzt war. Dabei beobachtete er, daß die Würmer ungewöhnlich lebhaft wurden. Sie schlangen sich wie wild durcheinander, bäumten auf und gebärdeten sich wie toll. Das Reizmittel war, wie sich zeigte, der Alkohol. Es wurden dann Tiere in Wasser bei Körpertemperatur bis zu

3 Tagen gehalten und kleine Quantitäten Alkohol zugesetzt, so daß die heftig erregten Würmer eine ungewöhnliche Muskeltätigkeit entwickelten. Bei beiden Versuchen wurden dann die Tiere, nachdem festgestellt war, daß sie noch lebten, eingelegt und geschnitten.

Das Ergebnis dieser Versuche fiel durchaus positiv aus, was mir vor der Hand genügte festzustellen. Durch systematisches Variieren der Versuche wird man natürlich noch viel weiter in die Erkenntnis der betreffenden Vorgänge eindringen können. Bei Anwendung von Tetanus bis zu 1 Minute waren keine sichtbaren Strukturveränderungen in den Muskelzellen nachzuweisen. Wohl war dies aber der Fall nach einstündigem Tetanus, der sehr gut vertragen wurde. Am auffallendsten war der Unterschied in den Längsmuskelzellen des männlichen Hinterendes sowie in den Muskeln des Spicularapparats. Daß diese beiden Gruppen besonders angestrengt waren, geht daraus hervor, daß das Hinterende besonders stark eingekrümmt war und ein Spiculum ausgestreckt; der Einkrümmung entspricht es auch, daß die Veränderungen nur die ventralen Längsmuskelzellen betrafen. Bei Untersuchung dieser Präparate ist man bei dem ersten Blick ins Mikroskop frappiert von der Fülle der Chromidialstränge, die die betreffenden Zellen erfüllen, eine Menge, wie sie sonst nie zur Beobachtung kam. In Fig. 36 sind die Querschnitte zweier solcher Zellen wiedergegeben, die ich den Fig. 16, 17 vom gewöhnlichen Tier zu vergleichen bitte (Fig. 36 ist bei 725facher, Fig. 16, 17 dagegen bei 1000facher Vergrößerung gezeichnet!) Und so wie in diesen beiden Zellen sieht es in sämtlichen ventralen Zellen aus, während beim frischgetöteten Tier nur ein Teil der Zellen einen einigermaßen entwickelten Chromidialapparat zeigt. Die bunt durcheinander geschlungenen Fäden erfüllen den größten Teil des Plasmas, wieder besonders dicht um den Kern gelagert. Aber auch der Teil der Zelle, der sonst nur wenige vereinzelte Fäden enthält, der die kontraktile Rinde enthaltende, peripher vom Kern gelegene Abschnitt, ist hier häufig dicht mit Fäden erfüllt, die aber nie in die kontraktile Rinde eintreten oder Zweige in sie schicken. Die durch diese hindurchtretenden APÁTHY'schen Fibrillen sind wieder nur ganz blaß gefärbt.

Die gleiche übermächtige Entwicklung des Chromidialapparats zeigen die Spicularmuskeln. Ich habe einen Querschnitt durch einen Retractor des Spiculums in der Höhe des Kerns abgebildet (Fig. 29); die kontraktile Rinde *R* ist in dem auf reine Kernfärbung angelegten

Präparat kaum von dem Mark zu unterscheiden. Im Mark liegen ungeheure Mengen von Chromidialfäden in eleganten Touren durcheinandergeschlungen. Sie sind stets in einigen inselartigen Gruppen dichter zusammengedrängt; natürlich treten sie auch hier wieder nur in der Nähe des Kerns auf. Je weiter sich die Schnitte von diesem entfernen, desto spärlicher werden die Fäden. In der Nähe des Kerns sieht man hier nun auch vereinzelte Fäden in die Rinde eintreten und hier eine Schlinge bilden. Diese scheinbare Ausnahme von dem sonst Beobachteten erklärt sich aus der abweichenden Anordnung der kontraktilen Rinde in diesen Zellen, die nicht einen kontinuierlichen Mantel um die Zelle bildet, sondern durch zwischentretende Markteile in einzelne Streifen zerlegt ist. Daneben scheinen aber auch einzelne Fäden tatsächlich in die Zwischenleisten vorzudringen. Stellenweise trifft man in den Zwischenleisten Ansammlungen feinster chromatischer Körner (*cr*), die durch die ganze Dicke der Rinde eingelagert sind; ich glaube in ihnen bereits Zerfallsprodukte von Chromidialfäden sehen zu müssen.

Auch die großen Dilatatorzellen des Chylusdarms zeigen eine Veränderung in gleichem Sinn. Allerdings läßt sich die Zunahme der Chromidialfäden nicht in gleicher Weise zeigen, da wir ja auch sonst ihre ungeheure Variabilität sahen. Immerhin fällt das sonst nicht beobachtete reiche Auftreten besonders dünner Stränge auf. Dazu kommt das außerordentliche Überwiegen der Knotenform und der Segmentierung bei den dickern Strängen. Fig. 31, ein kleiner Abschnitt in der Nähe des Kerns einer solchen Zelle, zeigt, daß jeder dickere Faden diese Struktur zeigt, die sonst nur vereinzelten Fäden zukommt. Ich habe diese Struktur eben als beginnende Degenerationserscheinung gedeutet und glaube, daß dies auch hier zutrifft.

Von den Oesophaguszellen ist nichts Bestimmtes auszusagen. Die Chromidialstränge sind sehr reich entwickelt; da dies aber auch sonst bisweilen der Fall ist, möchte ich sie nicht zu weitern Schlüssen verwerten. Aus den gegebenen Daten folgt aber mit Sicherheit, daß bei einstündigem Tetanus in den am meisten angestrengten Zellen der Chromidialapparat eine auffallende Vermehrung erfahren hat.

Versuche, das Tetanisieren noch länger fortzusetzen, habe ich bis jetzt noch nicht ausgeführt. Dagegen gibt uns die andere Versuchsreihe der Erschöpfung der Tiere durch Alkoholreizung weitere Anhaltspunkte über das Schicksal des Chromidialapparats. Tiere, die nach dieser Behandlung 5 Stunden lang lebhaft sich abgearbeitet

hatten, zeigten noch keinerlei deutliche Strukturveränderungen. Wohl ist dies aber nach 26 Stunden der Fall. In den Längsmuskelzellen des männlichen Hinterendes ebenso wie in den Spiculamuskeln (es war wieder ein Spiculum ausgestoßen) ist der Chromidialapparat annähernd verschwunden. Hier und da sieht man noch einen einzelnen Faden. Oft findet man dafür charakteristische Degenerationsbilder (Fig. 30); kleine kompakte Knäuel von Fäden, die bei schwacher Vergrößerung wie Kerne aussehen (*a*), Körnerhäufchen, deren einzelne chromatische Körperchen noch miteinander mehr oder weniger verbunden sind (*b*, *c*), oder kleine Gruppen größerer Chromatinklümpchen (*d*). In den Dilatatorzellen sieht man fast ausschließlich die geknoteten Degenerationsstränge. Auch in den Oesophaguszellen hat das Bild gewechselt: wenige Chromidialfäden von äußerster Zartheit besonders in der Nähe des Kerns, der angeschwollen erscheint. Zwischen den Muskelbündeln erscheinen sie aber noch kräftiger. Die also hier überall deutlich ausgesprochene Rückbildung des Chromidialapparats ist nach 3tägiger Abstrapazierung, die ja mit Hunger verbunden ist, vollendet. Von Chromidialsträngen ist keine Spur mehr zu entdecken; selbst in den Oesophaguszellen, die sonst immer noch etwas davon zeigten, sieht man günstigenfalls einmal eine kleine chromatische Kugel in der sonst gleichmäßig wabigen Plasmazone um den Kern. Auch zwischen den Muskelbündeln keine Spur der Stränge. Der Kern aber ist um etwa $^1/_3$ seines Volumens angeschwollen und enthält einen großen Nucleolus.

Ich denke, daß durch diese Versuche die funktionelle Natur des Chromidialapparats erwiesen ist. Welche Vorstellungen daraus weiterhin abzuleiten sind, sei erst später erörtert.

c) Die Epithelzellen des Mitteldarms.

Das Mitteldarmepithel von *Ascaris* ist als besonders typisches Cylinderepithel schon oft untersucht worden, so abgesehen von SCHNEIDER (1866) und LEUCKART (1873—76), von LEYDIG (1885), FRENZEL (1891), VAN GEHUCHTEN (1893), JÄGERSKIÖLD (1894), VAN BÖMMEL (1895), STUDNICKA (1899), VIGNON (1901), N. HOLMGREN (1902), K. C. SCHNEIDER (1902). Im Bau des Epithels verhalten sich die beiden Species etwas verschieden. Die folgende Darstellung gilt zunächst für *A. lumbricoides*. Die schmalen, hohen Cylinderzellen, die in einer Schicht angeordnet die gesamte, einer Muscularis entbehrende Darmwand bilden, sitzen einer cuticularen Tunica propria

auf, die bei beträchtlicher Dicke aus zwei sich different färbenden Lagen besteht (mit VAN GEHUCHTEN gegen VAN BÖMMEL). Je nach der angewandten Methode erscheint die innere oder äußere Schicht dunkler gefärbt. Diese Cuticula wird, wie zuerst LEYDIG sah, von basalen Fortsätzen der Epithelzellen durchsetzt. Nach ihm fransen sich die Zellen an ihrer Basis auf, und zarte Fortsätze dringen durch die Tunica hindurch; VAN BÖMMEL sieht dagegen nur einen zarten Fortsatz hindurchtreten. Ich habe beides beobachtet, bisweilen auch, daß breite Kegel von der Basis der Zelle hindurchtraten. In den abgebildeten Zellen ist gar nichts davon zu sehen; ich glaube aber nicht, daß dies an der Präparationsmethode liegt, möchte vielmehr annehmen, daß es mit dem Funktionszustand zusammenhängt und auf einer amöboiden Beweglichkeit der Zellbasen beruht. Ich finde die Fortsätze nämlich stark ausgebildet in Zellen, die nicht in Verdauung oder Secretion begriffen sind. Für die osmotischen Beziehungen zur Leibeshöhle ist ein solches Durchtreten von Zellfortsätzen durch die dicke Cuticula wohl auch erforderlich. Nach dem Darmlumen zu wird die Zelle von einem breiten Stäbchen- oder Ciliarsaum begrenzt, einer Schicht dicht aneinander lagernder paralleler Fäden, die bei der Resorption wohl eine wichtige Rolle spielen. Sie färben sich ziemlich blaß und macerieren leicht bei der Konservierung; HOLMGREN's Annahme, daß es sich um eine dem Chitin nahe verwandte Substanz handle, scheint mir nicht begründet. Das Plasma der Zellen erscheint wie bei vielen solchen Epithelzellen faserig-wabig, d. h. die Waben sind längsgedehnt und bewirken so ein parallelfaseriges Aussehen. Am proximalen wie am distalen Ende der Zelle ist eine besondere intensiver färbbare Schicht differenziert, die aber verschiedenen Bau aufweist und jedenfalls auch verschiedenartiges darstellt. Die distale, an der Basis der Zelle dicht unter dem Kern liegende dunkle Zone wird durch eine Reihe parallel stehender chromatischer Bälkchen bedingt, die bald länger, bald kürzer sind und so dieser Schicht ein verschiedenartiges Aussehen geben (Fig. 33, 35 *crb*). Es ist diese Struktur den bekannten Basalfilamenten der Epithelzellen gleich zu setzen. Anders verhält sich die dem Darmlumen zugewandte Lage. Bisweilen scheint sie den gleichen Bau zu zeigen wie die chromatische Basalschicht (Fig. 33 *crd*), verschieden lange chromatische Fäden, die dicht nebeneinander gestellt einen einheitlichen chromatischen Saum darstellen. An den Grenzen zwischen zwei Zellen reichen die Fädchen etwas tiefer in die Zelle hinein. In andern Fällen (Fig. 35) scheint diese

Zone aber aus einer ungleichmäßig vacuolisierten Substanz zu bestehen, in die feinste chromatische Partikelchen eingelagert sind. Die kugeligen oder ovoiden, ziemlich großen Kerne liegen dicht an der Basis der Zelle, zeigen gewöhnlich innerhalb der stark färbbaren Kernmembran ein regelmäßiges achromatisches Wabenwerk, dem 2 oder 3 kleine chromatische Nucleolen eingelagert sind.

Ein wenig anders erscheinen die Darmepithelzellen bei *A. megalocephala*. Sie sind viel höher und schmaler, bei relativ kleinem Kern, der hier nicht so stark basal liegt (Fig. 32). Sowohl die cuticulare Tunica propria als auch der Ciliarsaum ist viel weniger breit als bei der kleinern Art. Die chromatische Basalschicht ist meist schwach entwickelt, sehr breit dagegen die dem Lumen zugekehrte Lage. Diese sitzt hier stets als ganz regelmäßige Kappe der Zelle auf und erscheint gewöhnlich ziemlich homogen. Nach dem Stäbchensaum zu kann sie durch eine hellere, schon von LEYDIG gesehene Schicht abgegrenzt sein, zwischen zwei benachbarten Zellen ist sie durch einen feinen Spaltraum oft getrennt, wie VAN BÖMMEL zuerst fand.

Im Darmepithel, besonders der hintern Körperregion, findet man, allerdings recht selten, mitotische Teilungen vor. Es ist dies bemerkenswert, da dies die einzigen Zellen des *Ascaris*-Körpers sind, die sich nach Abschluß der Embryonalentwicklung noch teilen. Die Teilung wird eingeleitet durch ein Aufsteigen des angeschwollenen Kernes nach dem Lumen zu. Dann erst beginnt die Zelle sich abzurunden und die Verbindung mit der Tunica propria aufzugeben. Die basale chromatische Zone bleibt als homogene, stark färbbare Schicht erhalten (Fig. 33) und sendet gewöhnlich einen stumpfen basalen Fortsatz, den Rest der Verbindung mit der Tunica, aus. Die dem Lumen zugekehrte chromatische Zone verschwindet dagegen bis auf einen schmalen etwas intensiver färbbaren Saum. Die sich teilende Zelle der Fig. 33 steht im Stadium der Tochterplatten; die einzelnen Chromosomen sind bei dieser Färbung nicht zu unterscheiden, in andern Präparaten erscheinen sie als kurze gebogene Stäbchen. Deutlich sind die Centrosomen, Archoplasmastrahlungen und die tonnenförmige Spindel.

Den Darmepithelzellen kommt nun ebenfalls ein Chromidialapparat zu, der in allen wesentlichen Punkten mit dem der Muskelzellen übereinstimmt und nur in kleinen Abweichungen den Epithelzellen entsprechende spezifische Charaktere zeigt. Hier läßt sich denn auch leicht zeigen, daß die Ausbildung des Chromidialapparats

mit der Zelltätigkeit Hand in Hand geht. Beginnen wir mit dem in Fig. 37 abgebildeten Fall; es ist von den abgebildeten 5 Zellen nur bei einer die Struktur genau ausgeführt, sie verhalten sich aber alle in ganz gleicher Weise. Der Schnitt entstammt der vordersten Darmregion dicht hinter dem Oesophagusbulbus. Das Tier war sofort nach der Entnahme aus dem Darm des Schweines konserviert worden und befand sich in voller Verdauung. Ich schließe dies daraus, daß die Zellen mit gelben stark lichtbrechenden Tröpfchen[1]) angefüllt sind. Im Plasma dieser Zellen fallen nun sofort intensiv gefärbte Stränge auf, die eine charakteristische Struktur und Anordnung zeigen. Sie verlaufen hauptsächlich in dem mittlern und basalen Teil der Zelle, nur vereinzelt auch basalwärts vom Kern. Der einzelne Faden läßt sich auf längere Strecken in seinem Verlauf verfolgen, bis er mit andern gleichartigen Fäden anastomosiert. In diesem Zustand verlaufen die Stränge hauptsächlich dicht unter der Zellwand, wie aus der Abbildung zu erkennen ist. Es ist dies aber nicht ausschließlich der Fall, vielmehr verlaufen einzelne Fäden auch im Innern der Zelle. Am besten erhellt dies aus einem Flächenschnitt durch das Epithel, der die einzelnen Zellen quer trifft (Fig. 34). Das Volumen des einzelnen Fadens ist nicht gleichmäßig, er verdünnt sich vielmehr bisweilen oder schwillt ein wenig an. Besonders die Anastomosen zweier Fäden sind durch solche Anschwellungen oft ausgezeichnet.

In anderer Weise zeigt sich der Chromidialapparat in den Zellen, die sich nicht in lebhafter Verdauungstätigkeit befinden, vielleicht

---

1) Über die Natur dieser Tröpfchen läßt sich schwer eine Aussage machen. Jedenfalls stellen sie resorbierte und umgewandelte Nahrungströpfchen dar und nicht Secrete, etwa Zymogen, da die Zellen des *Ascaris*-Darms ihrem Bau nach vorwiegend resorbierend sind. Ganz selten findet man einmal eine Zelle von Drüsencharakter, so selten aber, daß es kein konstantes Vorkommen sein kann. Es ist neuerdings von SCHIMMELPFENNIG (1903) behauptet worden, daß *Ascaris* Blut sauge, und der Autor will das Oxyhämoglobin in der Leibeshöhlenflüssigkeit spektroskopisch nachgewiesen, sogar das Reduktionsspektrum erhalten haben. Abgesehen davon, daß dieser Autor sich gar nicht klar gemacht zu haben scheint, welche physiologische Merkwürdigkeit er da behauptet (Durchtritt des unveränderten Oxyhämoglobins aus dem Darm in die Leibeshöhle), habe ich bei meinen zahllosen Präparaten niemals in einer Darmepithelzelle eine Spur von Blutfarbstoff gefunden. Wer das mikroskopische Bild solcher blutverdauenden Zellen, z. B. aus dem Trematodendarm, kennt, kann dies unmöglich übersehen.

kurz vor einer Verdauungsperiode stehen, die natürlich entsprechend der Fütterung des Wirtstieres eintritt. Die Zellen enthalten keine Spur von Nahrungströpfchen. Der Chromidialapparat liegt hier nur central in der Zelle, nie an der Oberfläche und ist wesentlich anders gebaut (Fig. 33). Gewöhnlich liegen in der Nähe des Kerns einige dickere Stränge, die durcheinander geschlungen eine Art von Netz bilden, dessen Knotenpunkte verdickt erscheinen. Von hier aus können dann längere geknotete Fäden nach der Zelloberfläche ziehen. Besser als eine Beschreibung zeigen die Fig. 33, 35 die verschiedenen Bilder, die man zu Gesicht bekommt. In Fig. 33 ist zu erkennen, daß auch während der Mitose noch einzelne solche Fäden erhalten sein können. Ein sehr merkwürdiges und wichtiges Verhalten kommt in Fig. 35 zum Ausdruck. Man sieht hier, daß die Chromidialfäden zu der dem Darmlumen zugekehrten chromatischen Zone der Zelle in Beziehung stehen. Aus der netzartigen, intensiv tingierten Masse dieser Zone lösen sich einzelne Fäden los, die sich vielfach miteinander vereinigen und als langer Faden in die Zelle hinein verlaufen und sich mit den andern Teilen des Chromidialapparats verbinden. Die äußere Zone stellt also einen Teil des Chromidialapparats dar, ist als Chromidialzone zu bezeichnen. Es erscheint mir dies nicht unwesentlich für das Verständnis des Apparats, daß er eine ständige Ausbreitung an der resorbierenden Zelloberfläche, der Stelle der lebhaftesten Tätigkeit, besitzt.

In den meisten Därmen, die man zu Gesicht bekommt, fehlt der Chromidialapparat und mit ihm auch die Nahrungströpfchen in den Zellen. Es ist dies nicht so unbegreiflich, da bei den Schlachttieren der Schlachtung nicht direkt eine Fütterung vorausgehen wird. Übrigens habe ich zur Bestätigung Därme von Ascariden untersucht, die unter sonst natürlichen Bedingungen 3 Tage gehungert hatten. Ich verdanke die Tiere der Güte des Herrn Dr. WEINLAND. In den ganz deutoplasmafreien Zellen war auch keine Spur vom Chromidialapparat zu erkennen.

Bei *Ascaris megalocephala* zeigt sich die Struktur in etwas anderer Weise. Die typischen Chromidialfäden sind mir nicht begegnet; ich möchte deshalb ihr Auftreten aber nicht leugnen, da ich von dieser Form ungleich weniger Material untersucht habe als von *A. lumbricoides*. An Stelle der Chromidialstränge findet man in Zellen, die in Tätigkeit begriffen sind, stark tingierbare Brocken (Fig. 32), oft von Wurstform, dann wieder in kleinere Teile zerfallen. K. C. SCHNEIDER (1902) beschrieb sie bereits und bezeichnet

sie als Trophochondren. Da sie färberisch und ihrem allgemeinen Aussehen nach sich wie der Chromidialapparat verhalten, auch nur in tätigen Zellen auftreten, möchte ich sie mit den beschriebenen Strukturen von *A. lumbricoides* identifizieren. Dieser Punkt bedarf aber noch weiterer Untersuchung.

Aus der bisherigen Beschreibung geht wohl mit Sicherheit hervor, daß der Chromidialapparat des Darmepithels dem der Muskelzellen direkt zu vergleichen ist. Ein Punkt ist mir allerdings hier nicht klar, das sind die Beziehungen zum Kern. Ein Herantreten der Stränge an den Kern oder eine besonders dichte Gruppierung um den Kern kam nicht zur Beobachtung. Das einzige ist, daß in Zellen, die nur vereinzelte Stückchen von Chromidialfäden zeigten, die beiden Nucleolen der Kerne durch ein chromatisches Band zu einem einheitlichen Stab verbunden waren. Welche Bedeutung dem zukommt, bleibt aber noch unaufgeklärt. Besonders bemerkenswert scheint mir aber die Verbindung der Chromidialfäden mit der chromatischen Zone der resorbierenden Oberfläche. Möglicherweise haben die Chromidien sich ganz vom Kern emanzipiert und werden von dieser Chromidialzone aus gebildet. Bilder wie Fig. 35 deuten auf eine solche Möglichkeit hin, der auch bei andern Objekten Vergleichbares zur Seite stünde.

d) Die Drüsenzellen des Enddarms.

Der Enddarm von *Ascaris* wird von einer Gruppe charakteristischer großer Zellen umschlossen. Sie waren schon Schneider und Leuckart bekannt und als große Zellen gedeutet, wurden dann von Hesse (1892) unter dem Namen „Gewebepolster" als exkretorische Organe aufgefaßt, indem er den Zellkern für ein exkretorisches Bläschen hielt, von Jägerskiöld und Hamann für verschiedene Nematoden beschrieben und neuerdings von Voltzenlogel genau und richtig geschildert. Der Wand des Enddarms liegen diese Zellen in Form eines geschlossenen Ringes auf (Textfig. D). Beim Männchen besteht der Ring aus 6 Zellen von ungleicher Größe. Die größte ist die dorsale, deren mächtiger Körper zwischen den beiden Spiculis liegt. Eine bedeutende Größe besitzen auch die beiden lateralen, die etwa Keulenform zeigen und mit der dorsalen durch eine verjüngte Brücke zusammenhängen. Eine Zellgrenze besteht nicht zwischen diesen 3 Zellen, die durch den Besitz sehr großer Kerne ausgezeichnet sind. Beim Männchen wird dieser Ring durch 3 kleinere

Zellen vom gleichen Bau ventral geschlossen. Ein Ausführgang dieser Zellen oder eine irgendwie sichtbare Mündung besteht nicht.

VOLTZENLOGEL führt zur Stütze der Ansicht, daß es sich um Drüsenzellen handle, die Tatsache an, daß inbezug auf den Bau des Zelleibes die Präparate verschiedener Exemplare die verschiedenartigsten Bilder liefern. Dieser Schluß ist durchaus berechtigt, und es lassen sich in der Tat verschiedene Zustände unterscheiden, die man in eine Reihe der Funktionstätigkeit bringen kann. Ob die Zellen nun richtige Drüsenzellen sind oder ob ihnen eine exkretorische Tätigkeit zugeschrieben werden muß, ist dabei gleichgültig.

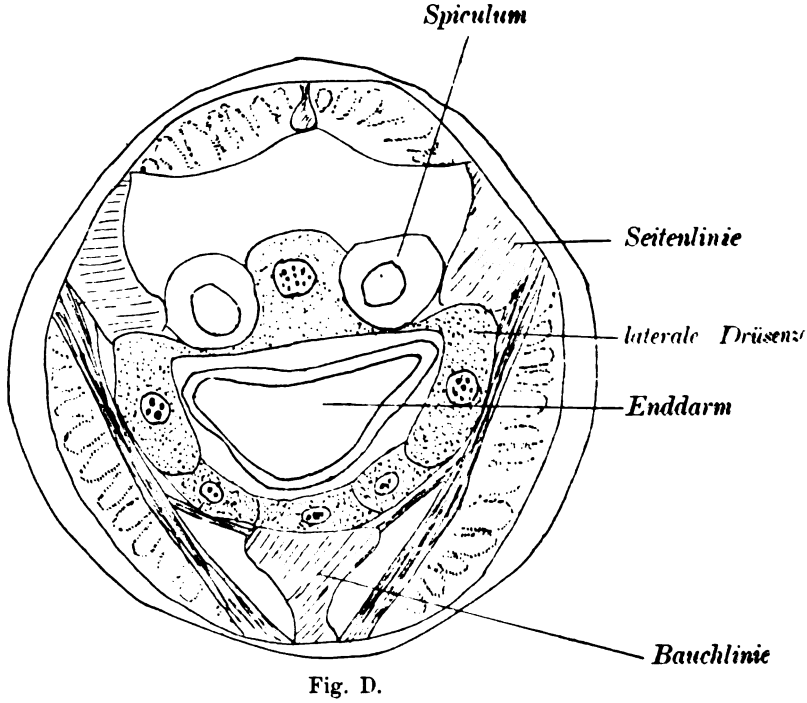


Fig. D.

Gewöhnlich bietet die Zellstruktur ein Bild, wie es Fig. 43 andeutet, die nach einer der lateralen Zellen gezeichnet wurde. Das mit Hämatoxylinfarben sehr stark tingierbare Plasma hat einen grob schaumigen Bau. Die Wände der Blasen färben sich ziemlich intensiv, der Inhalt ist eine ebenfalls gefärbte, feinkörnige Masse (Fig. 43 a). Irgendwelche Einschlüsse läßt das Plasma nicht erkennen. Der große blasige Kern ist von einer scharf konturierten Kernmembran umgeben, enthält ein lockeres achromatisches Gerüst und zahlreiche

Chromatinkugeln. Die Umgebung des Kerns bildet wieder eine schmale Zone konzentrisch geschichteten Plasmas. Neben diesem gewöhnlichen Zustand der Zelle treten uns nun 2 andersartige Typen entgegen, die als verschiedenartige, ich glaube sogar, entgegengesetzte, Funktionszustände aufzufassen sind. Die 6 Zellen eines Tieres zeigen dabei stets genau den gleichen Zustand, so daß das für eine Zelle Gesagte oder Abgebildete ebensogut eine der andern Zellen betrifft.

Das eine Strukturextrem stellt Fig. 38 dar von einer dorsalen Zelle. Das Plasma zeigt eine viel dichtere Struktur als gewöhnlich. In einer peripheren Zone liegen dichte Mengen kleiner chromatischer Körnchen und Fädchen. Charakterisiert ist dieser Zustand aber vor allem durch das Verhalten des Kerns, der nicht die gewöhnliche regelmäßige Begrenzung zeigt, sondern allseitig und besonders stark am einen Pole spitze pseudopodienartige Fortsätze ins Plasma entsendet. Das achromatische Kerngerüst ist verschwunden, der Kernraum statt dessen von einer gleichmäßigen, granulierten Masse, die sich blaß färbt, erfüllt. Ihr eingelagert sind zahlreiche chromatische Kugeln verschiedener Größe. Bisweilen findet man einzelne solche Chromatinkörper der Kernmembran aufliegen, und es ist mir durchaus wahrscheinlich, daß sie im Begriff stehen, ins Plasma auszuwandern. Die den Kern umgebende konzentrisch geschichtete Zone erscheint auffallend breit.

Einen andern Funktionszustand gibt Fig. 39 wieder und zwar den, in dem der Chromidialapparat auftritt. Zelle und Kern weichen in ihrem Bau nicht von der Norm ab. Dagegen sehen wir dem Plasma dicke, gefärbte Stränge eingelagert, die nach allen Richtungen durchschnitten sind. Sie sind gewöhnlich von dem Plasma durch einen schmalen Schrumpfungsraum getrennt. Ein Vergleich der verschiedenen Schnitte lehrt, daß wir lange, gewundene Fäden von beträchtlicher Dicke vor uns haben, die das ganze Plasma der Zellen durchziehen, im einzelnen Schnitt aber immer nur auf eine kurze Strecke getroffen sind. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß wir es mit typischen Chromidialsträngen zu tun haben, auf die alle bisher gegebenen Charakteristica stimmen. In Fig. 40 ist ein Stück eines solchen Stranges stärker vergrößert dargestellt und man erkennt die stark vacuolisierte Struktur, die sich in nichts von der der Chromidialstränge der Muskelzellen unterscheidet. Die Fäden sind aber hier wesentlich umfangreicher, wie ein Vergleich mit Fig. 26 zeigt, die bei doppelt so starker Vergrößerung gezeichnet wurde.

Es unterliegt somit keinem Zweifel, daß auch in diesen Drüsenzellen ein echter Chromidialapparat vorkommt. Über seine Entstehung und sein Schicksal vermag ich aber noch nichts anzugeben, da diese Bilder sehr selten sind, die Zellen sichtlich große Funktionspausen haben. Es läßt sich aber aus andern Gründen schließen, daß das Stadium des gelappten Kerns dem Beginn der spezifischen Funktionen entspricht, das Stadium des Chromidialapparats der Funktionshöhe. Vielleicht wird sich weiterhin noch tiefer in diesen Gegenstand eindringen lassen, hier genügt es mir, das Vorhandensein des Chromidialapparats in diesen Drüsenzellen nachgewiesen zu haben.

B. Zusammenfassung der Befunde.

Es wurden bisher die Befunde von *Ascaris* ohne weiteres Eingehen auf allgemeinere Fragen, wie auch ohne Berücksichtigung anderer Objekte dargestellt. Es liegt uns nunmehr ob, die beschriebenen Tatsachen mit bekannten zu vergleichen und dann zu sehen, welche Vorstellungen sich daraus ergeben. Vorher seien jedoch die Tatsachen noch einmal kurz zusammengefaßt. Die großen histologischen Elemente des *Ascaris*-Körpers sind durch besonders intensive Ausprägung einer Struktureigentümlichkeit, des Chromidialapparats, ausgezeichnet. Die Struktur findet sich nur in den Zellen von lebhafter Funktion, also in Epithelmuskelzellen, Körpermuskelzellen, Muskelzellen der innern Organe, resorbierenden Epithelien und Drüsenzellen. Der Chromidialapparat besteht in einem System von Fäden, Chromidialfäden, Chromidialsträngen, die typische Reaktion, Struktur und Anordnung innerhalb des Cytoplasmas zeigen. Sie färben sich stets intensiv chromatisch, in gleichem Farbenton wie das Chromatin des Kerns. Die einzelnen Fäden verlaufen meist stark gewunden durch das Cytoplasma, sind von wechselndem Umfang und meist fein vacuolisiert. Am dichtesten sammeln sich die Fäden immer um den Kern, den sie völlig umspinnen können. Auch direkte Beziehungen zum Kern sind nachzuweisen, Auflagerung der Fäden auf die Kernmembran, wahrscheinlich auch Eindringen in den Kern. Sodann treten aus den Kernen bisweilen chromatische Körper aus, die mit der Neubildung der Chromidien zusammenhängen.

Der Chromidialapparat zeigt sich in ein und derselben Zelle — der Bau des *Ascaris*-Körpers erlaubt es, einzelne bestimmte Zellen miteinander zu vergleichen — ziemlich verschieden. Bald ist er mächtig entwickelt, bald schwach oder fehlt sogar vollständig. Nach-

weislich hängt dies mit verschiedenen Funktionszuständen der Zelle zusammen. Einmal ergibt sich die Regel, daß stärker beanspruchte, funktionsmannigfaltigere Zellen auch reichere Chromidienbildung aufweisen. Die Muskelzellen lassen sich so in eine aufsteigende Reihe bringen: Körpermuskelzellen, desgl. des männlichen Hinterendes, Spicularmuskeln, Dilatatorzelle des Chylusdarms. Sodann läßt sich der Zusammenhang mit der Funktion auch direkt nachweisen. Bei den Drüsenzellen sehen wir die Chromidien nur auftreten, wenn der Kern ruht, gänzlich fehlen, wenn er in Wechselbeziehung zum Plasma tritt. In den Darmepithelzellen treten sie nur auf, wenn die Zelle in lebhafter Funktion ist, was durch die Anwesenheit von Nahrungströpfchen bewiesen wird; in gehungerten Tieren, also bei untätigen Darmzellen, verschwinden sie. In den Muskelzellen endlich können wir den experimentellen Beweis des Zusammenhangs mit der Funktion liefern. Bei starker Funktion — Tetanus, Alkoholreizung — vermehren sie sich zunächst mächtig und degenerieren schließlich, bei übermäßiger Beanspruchung ohne die Möglichkeit eines Ersatzes, werden aufgebraucht.

III. Vergleichender Teil.

Es liegt auf der Hand, daß eine Zellstruktur von solcher Bedeutung nicht auf ein Objekt beschränkt sein kann. Tritt die Struktur vielleicht nur in den seltensten Fällen so deutlich hervor wie bei *Ascaris*, so müssen wir doch auch bei andern Objekten Vergleichbares finden. Und das ist ja sicher auch der Fall, es fragt sich nur, was von den vielerlei bekannten Strukturelementen hierher zu zählen ist. Wir kennen sowohl zahlreiche Strukturen, die Hand in Hand mit der Funktion gehen, als auch andere, die auf besondere Zellarten beschränkt sind und ihrer Bedeutung nach unklar erscheinen. Ich zähle nur auf Nebenkern, Ergastoplasma, Dotterkern, Archoplasmaschleifen, Pseudochromosomen, Mitochondrien, Trophospongien, apparato reticolare usw. Es scheint mir der Augenblick gekommen, viele dieser zum Teil auch miteinander verglichenen Strukturen unter gemeinsame Gesichtspunkte zusammenzufassen, und ich hoffe, beweisen zu können, daß wir vor einer Gesetzmäßigkeit des Zellenbaus stehen, die mit allen unsern bisherigen Kenntnissen von der Zelle in Einklang steht, aber auch manches bisher Unverständliche dem Verständnis näher rückt und schließlich auch die Metazoenzelle wieder aufs neue mit den Protozoen,

die ja nach den neusten Forschungen dem alten Schema der Metazoenzelle zu spotten drohen, zusammenbringt. Es ist vielleicht geeignet, erst die verschiedenen von uns zusammenzufassenden Strukturen gesondert zu besprechen und dann durch die Betrachtung der Protozoen uns zur Deutung der Erscheinungen hinüberführen zu lassen. Es ist unmöglich, die in Betracht kommende Literatur auch nur annähernd vollständig zu berücksichtigen. Von den meisten Erscheinungsgruppen besitzen wir aber Zusammenfassungen aus jüngster Zeit, auf die dann verwiesen sei.

Es ist vielleicht ratsam

a) die funktionellen Strukturen der Drüsenzellen

vorweg zu nehmen, da hier unzweifelhaft Vergleichbares und auch genau Studiertes vorliegt. Wegen der genauen Literatur siehe die Arbeiten von Montgomery (1898), Mathews (1899), und vor allem Prenant (1899) und Launoy (1903). R. Heidenhain (1868) und Kühne u. Lea (1876) waren es vor allem, die zuerst auf die Bedeutung des Zellkerns für die Drüsentätigkeit hinwiesen; sie beobachteten auch am lebenden Objekt das Anschwellen des Kerns während der Funktion und seine Wanderung nach dem Centrum der Zelle. Seitdem haben unzählige Untersuchungen für die verschiedensten secernierenden Zellen das gleiche Ergebnis gezeitigt. Auf der einen Seite wurden morphologische Veränderungen der Kerne wie Pseudopodienbildung, Verästelung, Knospungserscheinungen bei lebhaft secernierenden Zellen nachgewiesen — es seien nur die bekannten Studien Korschelt's (1889, 1896) angeführt — andrerseits drang man mit Hilfe der neuern Untersuchungsmethoden auch in die feinern Veränderungen des Kernbaus während der Funktion ein. Als wesentlich gesichertes Resultat dieser Untersuchungen — vor allem auf Ogata (1883) zurückgehend, neuerdings durchgeführt von Hammar (1898), Galeotti (1897), Mathews (1899), Martinelli (1899), Henry (1900), Regaud (1902), Launoy (1903) — ist die Feststellung der Beteiligung des Chromatins an der Funktion anzusehen. Auch für ein pflanzliches Objekt (Drosera) wurde dies in eklatanter Weise von Huie (1896) aufgezeigt und auf die Bedeutung der Chromatinverteilung im Kern für die Funktion vor allem von Born (1894) und Peter (1899) hingewiesen. Damit kommen wir zu dem, was uns hier am meisten interessiert, den Strukturen, die während der Drüsenfunktion im Cytoplasma auftreten und einerseits Beziehungen zum Kern, andrerseits zu den Sekretsubstanzen zeigen. Gaule (1880, 81 a, b)

beschrieb wohl zuerst eigenartige, sich stark mit Chromatinfarbstoffen tingierende Fäden aus Blutkörperchen, Pankreas- und Leberzellen vom Frosch, die er zuerst als Cytozoen bezeichnete, später aber aus dem Kern stammen läßt und mit den „Nebenkernen" zusammenbringt. Als Nebenkerne, die denen der Spermatiden und den Dotterkernen der Eier entsprechen sollen, bezeichnet auch Nussbaum (1877—79) fadig strukturierte Körper, die er in Pankreaszellen von Amphibien nach Fütterung fand. Genau studierte dann Ogata (1880) diese Bildungen und kam zum Schluß, daß sie aus Körpern bestehen, die aus dem Kern in das Plasma ausgetreten sind. Er unterscheidet nucleolare Plasmosomen und chromatische Karyosomen; diese beiden verschiedenen Substanzen spielen auch in der weitern Literatur eine Rolle, ohne daß man zu völliger Klarheit gekommen wäre, was bei tinktoriellen Unterscheidungen nicht zu verwundern ist. Da es feststeht, daß die Substanzen wenigstens zum Teil Chromatin darstellen, bei vielen Autoren sogar nur von Chromatin die Rede ist, so können wir uns für unsere Zwecke hiermit begnügen. Diese Nebenkerne nun dienen zur Bildung der Zymogene, verschwinden dem entsprechend mit dem Auftreten dieser. Dies wurde denn vor allem von Platner (1886, 1889) für zahlreiche Objekte demonstriert; dieser Forscher läßt die Nebenkerne direkt durch eine Art von Knospung aus dem Kern entstehen, was sich später als falsch erwies, faßt sie als ein Produkt zu eliminierenden überschüssigen Chromatins auf. Während Eberth u. Müller (1892) den Nebenkernen („paranuclei") cytoplasmatischen Ursprung zuschreiben, glaubt Laguesse (1899) sie aus einer Art von ungleichen — wir würden jetzt heteropolen sagen — Kernteilung hervorgehen zu sehen und nimmt an, daß sie eine trophische Substanz sind, die der Kern dem Plasma liefert (une sorte d'apport nutritif du noyau au protoplasma), wo sie zugrunde geht. Besonders deutlich werden schließlich die morphologischen Veränderungen im Cytoplasma während der Drüsenfunktion von Mathews (1899) und Montgomery (1899) geschildert, während Garnier (1897, 1900) und Bouin (1898, 1899) in ihrer Ergastoplasmalehre die gewonnenen Resultate bereits zu verallgemeinern suchten. Nach Mathews ist das Cytoplasma funktionierender Pankreas- und Leberzellen erfüllt von feinen Fädchen, die oft auch mit Mikrosomen besetzt sind. Sie färben sich chromatisch, bestehen wahrscheinlich aus einem Nucleoalbumin und sind direkt vom Chromatin des Kerns abzuleiten. Sie liegen besonders reichlich in der Nähe des Kerns und stehen mit dessen peripherem Chromatin in direkter

Verbindung. In Fig. E habe ich einige Abbildungen von MATHEWS wiedergegeben, die in 2 diese Fäden in den Pankreaszellen von *Necturus*, in 3 aus den Leberzellen vom Frosch zeigen. Bisweilen winden sich diese Fäden spiralig zusammen, und so entstehen die Nebenkerne der Drüsenzellen (Fig. E, 1). Macht die Zelle eine

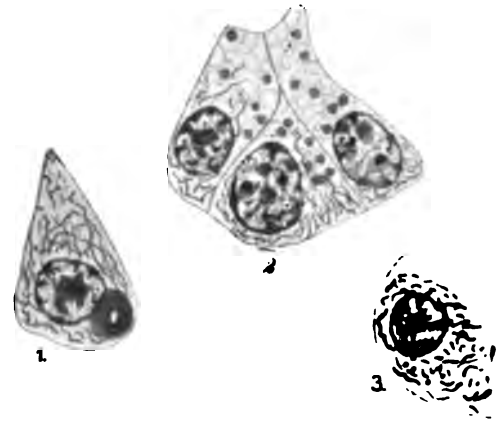


Fig. E.

lange Ruheperiode durch, so schwinden die Fäden vollständig. Aber auch wenn die Ausarbeitung des Secretmaterials — MATHEWS nennt dies Hylogenesis — beginnt, verschwinden die Fäden; aus ihnen sollen sich direkt die Zymogenkörner bilden. Nehmen wir hierzu noch die Resultate von GARNIER und BOUIN, die, letztere auf botanischem Gebiet, das Auftreten gefärbter Fäden, SOLGER's Basalfilamente (1896), entsprechend der Zellfunktion nachwiesen und diese besondern Bildungen als ein Chromatin des Cytoplasmas, ein protoplasma supérieur oder Ergastoplasma bezeichnen, so gelangen wir zur Überzeugung des allgemeinen Vorhandenseins derartiger Bildungen in funktionierenden Drüsenzellen. Die hierauf basierende Ergastoplasmalehre, besonders von PRENANT (1899) präcisiert, wollen wir als die wichtigste Verallgemeinerung auf unserm Gebiet dann später gesondert besprechen.

b) Die Mitochondria und Verwandtes.

Als den ergastoplasmatischen Bildungen der Drüsenzellen nahe verwandt und mit diesen auch oft verglichen ist BENDA's Mitochondria zu besprechen. Mit diesem Namen belegte BENDA (1898) durch besondere Methoden von andern Einschlüssen des Zelleibes

zu trennende Körnchen, die er vor allem in den Samenbildungszellen gefunden hatte (1897), die, wie er nachwies, bei dem Aufbau

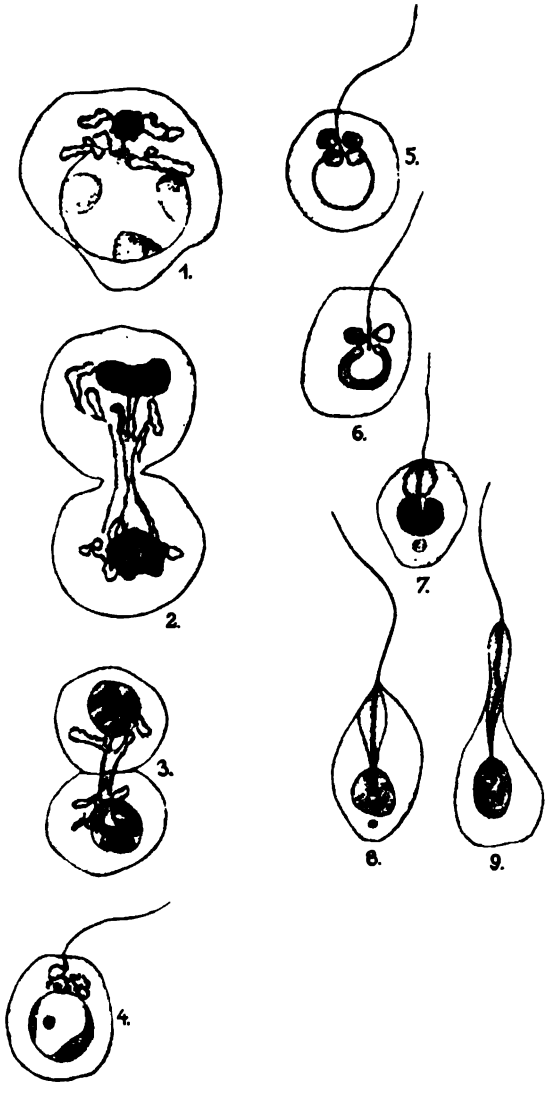


Fig F.

der Spermie deren Spiralfaden bilden. Er fand diese Körnchen dann in den verschiedenartigsten Zellen wieder, Flimmerzellen, Drüsenepithelzellen, Muskelzellen, Eizellen, und kam so zum Schlusse,

daß sie ein wichtiges Zellorgan darstellen. Gewöhnlich bleiben die Mitochondrien nicht isoliert, sondern legen sich zu körnigen Fäden, den Chondromiten, aneinander, die auch als ziemlich derbe Fasern mit schwachen Varicositäten erscheinen können (bei *Blaps*, BENDA 1903). Besonders schön vermochte MEVES (1900, 1902) das Schicksal der Chondromiten in der Spermatogenese festzustellen und zwar ohne spezifische Methoden, was mir nicht unwesentlich erscheint. Hier (1900) ist auch die gesamte Literatur über den Gegenstand zusammengestellt; wegen der Literatur s. auch M. HEIDENHAIN (1900), BENDA (1903). Wir wollen uns an die vorzügliche Darstellung halten, die MEVES (1900) für die haarförmigen Spermatozoen von *Paludina* gab; in durchaus ähnlicher Weise verhält sich die Mitochondria auch bei andern untersuchten Objekten; die Literatur darüber findet man bei KORSCHELT u. HEIDER (1902), WALDEYER (1901—1903), MEVES (1902). In den Spermatocyten von *Paludina* liegen an dem einen Kernpole in der Umgebung des Idiozoms mit Eisenhämatoxylin stark gefärbte körnige Fäden (Fig. F 1). Während der Reifungsteilungen bleiben sie erhalten und liegen wie ein Mantel der Spindel außen auf (2, 3). Oft findet man Doppelfäden ohne daß aber eine besonders regelmäßige Verteilung auf die beiden Tochterzellen festzustellen wäre. In den jungen Spermatiden umgeben sie dann als dichtes Häufchen den Ursprung des Schwanzfadens (4). Nunmehr beginnen sie sich in 4 Bläschen umzuwandeln (5), die allmählich zu einem einheitlichen Körper zusammenfließen (6, 7), der den Ursprung des Schwanzes umfaßt und weiterhin (8, 9) in den Aufbau des Mittelstücks eingeht. Dieser Körper, der Mitochondrien-Körper, ist aber nichts anderes als der von LA VALETTE (1867) zuerst beobachtete und von BÜTSCHLI (1871) genauer untersuchte und so benannte „Nebenkern". Nach diesen Befunden wie denen an andern Objekten ist MEVES durchaus zuzustimmen, daß Mitochondrienkörper und Nebenkern ein und dasselbe sind, daß somit den Mitochondrien eine bedeutende Rolle in dem Aufbau der Spermien zukommt. Über ihre Funktion hat sich in positivem Sinne nur BENDA ausgesprochen, der sie für spezifisch motorische Organe hält und dies auch mit den Befunden an Wimper- und Muskelzellen begründet. MEVES widersprach dem, ob mit Recht, werden wir weiterhin sehen, wenn wir die Mitochondria mit unserm Chromidialapparat zu vergleichen haben werden. Besonders interessant erscheint mir noch, daß BENDA eine Teilnahme der Mitochondrien der Spermie an der Befruchtung fordert; es konnte bis-

her noch nichts Derartiges nachgewiesen werden, aber wir werden weiterhin sehen, daß besonders bei Heranziehung der neusten Protozoenforschungen BENDA's Postulat eine weitgehende Berechtigung hat.

Auch in den Ureizellen von *Ascaris* kommen zu Beginn der Dotterbildung Strukturelemente vor, die als echte Mitochondrien zu bezeichnen sind. In Fig. 42 habe ich eine Abbildung davon gegeben, die einem Querschnitt durch eine 180 μ dicke Eiröhre entstammt. Man sieht die Mitochondrien in der Nähe des Kerns als feine intensiv gefärbte (Hämatoxylin-chromsaures Kali) Körnerfäden, die zu Netzen anastomosieren, oft auch dicht an die Kernmembran herantreten, mit der sie in direkter Verbindung zu stehen scheinen.

Als den Chondromiten vergleichbare Differenzierungen im Cytoplasma sind die sog. Pseudochromosomen, Centralkapseln

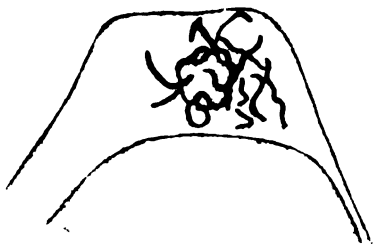


Fig. G.

Fig. H. Fig. J.

(Centrophormien und Archoplasmaschleifen) zu besprechen. Von HERMANN (1891) wurden zuerst aus den Spermatocyten von *Proteus* gewundene Fäden beschrieben, die er als Archoplasmaschleifen bezeichnet. Sie wurden dann von METZNER (1894) und HERMANN (1897) genauer studiert und neuerdings von M. HEIDENHAIN (1900) eingehend besprochen, woselbst auch die genaue Literatur

zu finden ist. Dieser Autor findet in den Spermatocyten von *Proteus* mit Eisenhämatoxylin stark gefärbte gewundene Fäden, die er wegen ihrer Ähnlichkeit mit Chromosomen als Pseudochromosomen bezeichnet. Besonders dicht häufen sie sich um die Sphäre an (Fig. G), um die sie durch Verkittung eine vollständige Kapsel bilden können. HEIDENHAIN vergleicht diese Gebilde mit Recht, wie ich glaube — trotz BENDA's Einspruch — mit den Chondromiten. Andrerseits stellt er sie aber auch mit den Centrophormien zusammen, die BALLOWITZ (1900) aus den Epithelzellen der DESCEMET'schen Membran beschrieb (Fig. H) und als merkwürdige Form ruhender Sphären deutete. Auch in jungen Knorpelzellen beschreibt er Pseudochromosomen, die späterhin wieder verschwinden (Fig. J) und vergleicht auch die ergastoplasmatischen Bildungen der Darmepithelzellen hiermit. Seitdem sind die Pseudochromosomen an den verschiedensten Objekten festgestellt worden von WINIWARTER (1900), VAN DER STRICHT (1902), ANCEL (1903), FOLKE HENSCHEN (1903). VAN DER STRICHT fand die intensiver als Chromatin tingierbaren Fadenknäuel in den jungen Fledermaus-Oocyten. Sie verteilen sich in der Zelle und können schließlich nicht mehr gefärbt werden. Dieser Forscher ist überzeugt, daß sie in der Dotterbildung aufgehen, ohne es aber direkt beobachten zu können. Er findet sie des weitern auch in den Furchungszellen von *Pristiurus* auf dem Stadium der Discoblastula; bei der Mitose verhalten sie sich hier wie die Chondromiten in den Samenzellen. Auch VAN DER STRICHT kommt auf Grund seiner Beobachtungen zu der Überzeugung, daß Pseudochromosomen, Chondromiten, Centrophormien, Ergastoplasma ein und dasselbe sind.

Über die Entstehung aller dieser Bildungen liegen leider keine Angaben vor; stillschweigend wird meist ein cytoplasmatischer Ursprung angenommen. Nur FOLKE HENSCHEN (1903) ist überzeugt, daß sie aus dem Chromatin des Kerns stammen.

In neuester Zeit sind von ROHDE (1904) merkwürdige Ansichten über die oben besprochenen Bildungen ausgesprochen worden. Dieser Autor glaubt sie in Ganglienzellen gefunden zu haben und nimmt an, daß sie einen vollständigen Entwicklungscyklus durchmachen. Sie zerfallen in der Zelle, die Teilchen wandern aus, restituieren sich wieder außerhalb der Zelle und wandern wieder ein. Daraus wird geschlossen, daß die Mitochondrien etc. Parasiten sind oder aber, daß sie selbständige Einheiten innerhalb der Zelle sind, die ihren eignen Entwicklungscyklus durchlaufen. Aus den Abbildungen dieser Untersuchung scheint mir mit Sicherheit hervorzugehen, daß

Rohde groben Irrtümern zum Opfer gefallen ist, teilweise Sublimat- und Myelinniederschläge gesehen hat, so daß seine merkwürdigen Schlüsse uns nicht weiter aufzuregen brauchen.

Ich hatte selbst Gelegenheit, die Pseudochromosomen mit meinen Chromidialsträngen von *Ascaris* vergleichen zu können durch die Güte des Herrn Kollegen Dr. Thon, der mir freundlichst Präparate einer von Brauer auf den Seychellen gesammelten Acaride[1]) *Holothyrus sp.* überließ, in deren Eiern auf gewissen Stadien prachtvolle Pseudochromosomen sichtbar waren. Ich habe einen solchen mit Eisenhämatoxylin-Congorot gefärbten Schnitt, der den Kern nicht enthält, in Fig. 41 abgebildet. In dem Plasma zerstreut finden sich die großen gewundenen Schleifen, die, ebenso wie das Chromatin des Kerns, das Congorot angenommen haben. Einzelne Schleifen sind zu dichten Knäueln aufgewunden, wie Fig. 44 b bei stärkerer Vergrößerung zeigt; auch zeigen sie die gleiche vacuolisierte Struktur (Fig. 44 a), die ich für die Chromidialstränge oben beschrieb. Nach Einleitung der Dotterbildung verschwinden die Fäden wieder.

Anschließend an den Nebenkern oder Mitochondrienkörper der Samenzellen wäre der Dotterkern der Eizellen zu besprechen. Es ist bekannt, welch verschiedenartige Dinge unter diesem von Carus (1850) eingeführten Namen beschrieben wurden. Wegen der umfangreichen Literatur sehe man die bekannten Lehrbücher von Henneguy (1896), Wilson (1900), Korschelt u. Heider (1902) sowie das Referat von Lubosch (1902) ein. Für uns kommen hier nur die echten Dotterkerne in Betracht, die nachweislich keine Beziehungen zu Sphären oder dergl. haben. Die vorliegenden Untersuchungen zeigen vor allen Dingen Beziehungen dieser Bildungen zum Zellkern. Die Dotterkernsubstanz entsteht immer dicht dem Kern anliegend. Es sind Fälle beschrieben, z. B. von Blochmann (1884), in denen die Dotterkerne ihren Ursprung direkt aus Knospen des Kerns nehmen. Andere Autoren, wie Calkins (1895) für *Lumbricus*, lassen den Dotterkern direkt aus dem Chromatin des Kerns hervorgehen, während wieder andere, wie Crampton (1899) oder Van Bambeke (1893), sich mit mehr indirekten Beziehungen zum Kern begnügen. Stets zeigt der echte Dotterkern Beziehungen zur Dotterbildung. Für uns ist es dabei gleichgültig, ob er direkt in die Bildung des Dottermaterials eingeht oder dieser gewissermaßen nur vorsteht;

1) Nicht Ascaride, wie es der Setzer in meiner vorläufigen Mitteilung wollte.

tatsächlich entsteht und verschwindet er in dieser angestrengten Funktionsperiode. Vergleichen wir hiermit das oben über die Pseudochromosomen des Fledermauseies Gesagte sowie mit meinen kurzen Angaben über das Ei von *Holothyrus*, nehmen wir hinzu, daß bei andern dotterbildenden Eiern ähnliche Bildungen in Form von Mitochondrien auftreten, so unterliegt die Gleichwertigkeit all dieser Bildungen keinem Zweifel. Natürlich sind als Dotterkern beschriebene Sphären auszuschalten, denen ja richtige Pseudochromosomen aufliegen können (VAN DER STRICHT [1902], v. WINIWARTER [1900]), ebenso auch die konzentrisch geschichteten Kugeln des Spinneneies, die mit HAECKER (1890) wohl als Stoffwechselprodukte aufzufassen sind. Nach diesem allen liegt auch der Vergleich mit dem Nebenkern der Spermatiden nahe, wie ihn z. B. KORSCHELT u. HEIDER (1902) andeuten. Ich gebe beistehend die Abbildung eines sich teilenden Mitochondrienkörpers von *Pygaera bucephala* nach MEVES

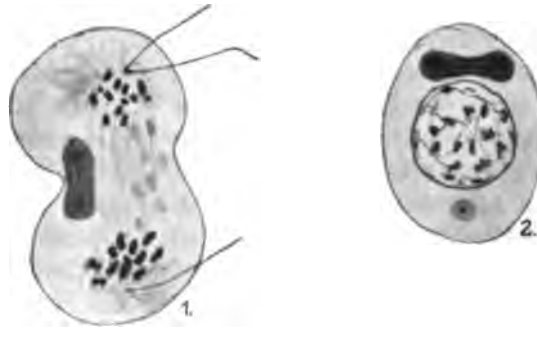


Fig. K.

(1902) (Fig. K 1) und eines sich teilenden Dotterkerns von *Zoogonus mirus* (Original) (Fig. K 2) wieder, die die bedeutende morphologische Ähnlichkeit beider Bildungen zeigen.

c) Trophospongium und Apparato reticolare.

Seit einer Reihe von Jahren ist vor allen Dingen durch HOLMGREN (1900, 1901, 1902) die Aufmerksamkeit auf Struktureigentümlichkeiten nervöser Zellen gelenkt worden, die dieser Autor unter dem Begriff Trophospongium zusammenfaßt und von denen er nachzuweisen sucht, daß sie auch bei vielen andern Zellarten vorkommen, ein Zellorgan darstellen. Wegen der bereits ziemlich umfangreichen Literatur s. HOLMGREN (1902). Es handelt sich um Kanälchen, die im Innern der Ganglienzellen ein Netz bilden, das besonders dicht um den

Kern entfaltet ist. Nach HOLMGREN entstehen diese Kanälchen durch Verflüssigung von Fortsätzen extracellulärer Kapselzellen, die in das Zellplasma eindringen. Diese ursprünglich nur auf Ganglienzellen bezogenen Befunde wurden dann vor allem auch von HOLMGREN auf zahlreiche andere Zellarten übertragen, auf Pankreaszellen, Darmepithelien, Nebenhoden- und Nebennierenepithelien, Leberzellen (BROWICZ 1902), Ovocyten (HOLMGREN 1900), Riesenzellen des Knochenmarks (RETZIUS 1901), Luteinzellen (CRESI 1903). In den angeführten Drüsenepithelzellen liegen Fadenknäuel oder Netze, die sich intensiv tingieren, zwischen Kern und Lumen. HOLMGREN glaubt nachweisen zu können, daß auch diese Knäuel von außen in die Zellen eindringen als Fortsätze besonderer Zellen, und identifiziert sie daher mit seinen Trophospongien.

Ich bin überzeugt, daß HOLMGREN's Trophospongiumbegriff in der Ausdehnung, die ihm dieser Autor gab, nicht zu halten ist, daß ganz heterogene Dinge hier zusammengeworfen werden. Zunächst sind für uns die Ganglienzellen auszuschalten, für die allein der Begriff des Trophospongiums zutrifft. Allerdings sind es auch hier wieder zwei verschiedenartige Dinge, die voneinander zu trennen sind, einmal die gliösen Fortsätze der Kapselzellen, denen ich eine mechanische Bedeutung zuschreibe (GOLDSCHMIDT 1904 a), sodann das echte Saftkanälchensystem oder Trophospongium im engern Sinne, das wohl lymphatischer Natur ist (PEWSNER-NEUFELD 1903). Das aus andern Körperzellen, besonders den Drüsenepithelien, beschriebene hat aber, mit wenigen Ausnahmen vielleicht, nichts mit Trophospongien zu tun. Es liegt vielmehr das gleiche vor, was ich hier als Chromidialapparat beschrieben habe. Auch HOLMGREN gibt ja an, daß sich diese Netze intensiver färben als die Kerne; darauf möchte ich allerdings weniger Gewicht legen, da bei solchen Dingen, die sich mit der Funktion fortgesetzt chemisch verändern, Farbreaktionen nichts beweisen. Sodann ist aus HOLMGREN's Mitteilungen nicht so sicher zu entnehmen, wie er selbst meint, daß die Gebilde von außen in die Zelle eindringen. Autoren wie KOPSCH (1902) und FUCHS (1902) haben davon nichts gesehen. Dagegen macht KOPSCH die, wie mir scheint, richtige Angabe, daß die mit Osmium geschwärzten Fäden aus Reihen von Körnchen zu bestehen scheinen, und FUCHS stellt fest, daß die Struktur mit der Funktion sich ändert. Vergleichen wir nun ein solches Bild von HOLMGREN (1903) Fig. L vom Nebenhoden der weißen Maus mit meinen Figg. 33, 35, 37 von *Ascaris*, so fällt wohl leicht die völlige Identität in die Augen. Hier

bei *Ascaris* eben ist ein Eindringen von andern Zellen her unmöglich, da die eines peritonealen Überzugs entbehrende Darmschleimhaut nur aus einer Schicht von gleichmäßigen Cylinderepithelzellen besteht. Dagegen waren hier die funktionellen Beziehungen der Einrichtung nachzuweisen, und so scheint es mir denn keinem Zweifel zu unterliegen, daß die sog. Trophospongien der verschiedenen Drüsenepithelzellen dem Begriff des Chromidialapparats einzuordnen sind. Das verschiedenartige Aussehen rührt teils von verschiedenen Funktionszuständen her, teils ist es durch die Verschiedenheit der Zellarten bedingt. Das Eindringen von außen her aber kann leicht durch die oft oberflächliche Lage der Fäden, wie sie oben geschildert wurde, vorgetäuscht werden.

Fig. L.

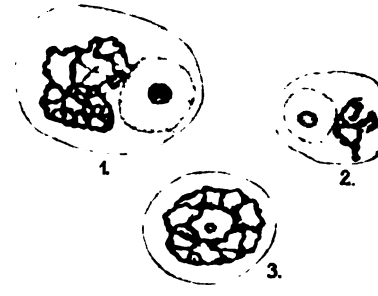


Fig. M.

HOLMGREN, der seinem Trophospongium eine möglichst große Verbreitung nachzuweisen bestrebt ist, glaubt damit auch den apparato reticolare GOLGI's identifizieren zu müssen. Im Jahre 1898 beschrieb C. GOLGI ein merkwürdiges Netz, das er durch Chromsilberimprägnation in den Ganglienzellen darstellte. Es handelt sich um ein Netz aus mehr oder minder starken Fäden, das eine Zone um den Kern der Zelle einnimmt. Es zeigt sich verschiedenartig gebaut je nach dem Alter des Tieres (GOLGI 1899), und bisweilen ist die Struktur in allen Zellen eines Ganglions nachzuweisen. In Fig. M sind einige solche Zellen nach GOLGI (1899) wiedergegeben. In der Zelle 1 ist zu erkennen, daß einzelne Fäden mit einer Verdickung sich am Kern ansetzen. Über die Bedeutung dieser Struktur sprach sich GOLGI nicht aus. HOLMGREN nimmt nun an, daß das Chromsilber in bekannter Weise seine Kanälchen dargestellt habe, die seinen Trophospongien entsprechen. Es ist nun aber weder von GOLGI und seinen Schülern noch von KOPSCH, der die Netze mit Osmiumsäure darstellen konnte, eine Verbindung mit der Außenwelt

gesehen worden, so daß vor der Hand kein Grund vorliegt, HOLMGREN zuzustimmen. Seitdem ist der gleiche Apparat von Schülern GOLGI's in verschiedenen andern Zellarten gefunden worden, von NEGRI (1899) und PENSA (1899, 1901) in Drüsenzellen von Pankreas, Parotis und Thyreoidea, in Nebenhoden und Knorpelzellen, von KOPSCH (1902) in Speicheldrüsen. Daß diese Netze dasselbe sind wie die in denselben Zellarten mit andern Methoden dargestellten sog. Trophospongien, ist HOLMGREN durchaus zuzugeben; es gilt aber dafür das oben Gesagte, es sind eben beides keine Trophospongien. Neuerdings stellte MARENGHI (1903) mittels der Chromsilbermethode den Apparato in den Zellen der Haut von Ammocoetes dar und konnte die für die Auffassung dieser Einrichtung wichtige Tatsache feststellen, daß der Apparat sich je nach dem Funktionszustand der Zelle verschieden verhält. Da er am schwächsten ausgebildet ist, wenn am meisten Secret vorhanden ist, so glaubt MARENGHI nicht, daß er mit der Secretbildung zu tun habe; natürlich ist der entgegengesetzte Schluß der richtige.

Besonders interessant ist für uns, daß der Apparato reticolare von VERATTI (1902) auch an quergestreiften Muskelfasern dargestellt wurde. Er zeigt sich hier als ein kompliziertes Netzwerk, das die kontraktilen Teile in mannigfacher Art einhüllt. Besonders interessant erscheint mir der Befund bei Larven von *Gastrophilus equi*. „Nell' ammasso di sarcoplasma che circonda il nucleo si ha un elegantissimo reticolo a maglie tondeggianti, che avvolge il nucleo ed è continuo coi filamenti decorrenti nelle trabecole etc." In Fig. N ist eine solche Abbildung von VERATTI wiedergegeben, die besonders die Anordnung des Netzes um den Kern zeigt. Ich habe selbst solche Bilder sehr schön in den quergestreiften Muskeln der Salpen gesehen. Das grobe Netz von stark tingierbaren Fäden wurde schon von FOL (1896) beobachtet und scheint auf den ersten Blick die Grundstruktur des das Centrum der Muskelfasern einnehmenden reichlichen Sarkoplasmas zu sein (Fig. O). Bei genauem Studium von Schnitten ist aber deutlich zwischen den Maschen die wabige Grundsubstanz mit eingelagerten Stoffwechselprodukten zu erkennen, der dann erst das Netzwerk eingelagert ist.

An den Apparato reticolare lassen sich die Befunde von FÜRST (1902) an Ganglienzellen des Lachses anschließen. Dieser fand in jungen Ganglienzellen stark färbbare Ringe im Plasma (Fig. P, 1), die er mit Mitochondrien vergleicht. In erwachsenen Zellen trifft man seltener die Ringe an, häufig dagegen verschlungene Fäden, die

dichte Knäuel bilden können (Fig. P, 2). FÜRST zweifelt nicht an ihrer Identität mit Chondromiten einerseits, Apparato reticolare, Centrophormien, Trophospongien andrerseits. Eine Deutung der Befunde vermag er nicht zu geben.

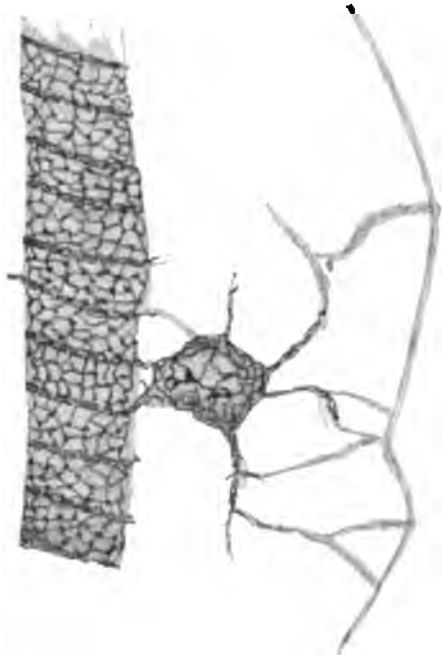


Fig. N.

Fig. P.

Vielleicht gehören hierher auch die LANGERHANS'schen Netze der LEYDIG'schen Zellen der Amphibienhaut, über deren Bedeutung noch nichts Näheres bekannt ist. HERRICK u. COGHILL (1898) halten sie für nervös, scheinbar auch K. C. SCHNEIDER (1902), dem aber von SCHUBERG (1903) entschieden widersprochen wird. Der netz-

artige Bau, die starke Färbbarkeit mit Eisenhämatoxylin, das Auftreten in stark secernierenden Zellen machen es mir nicht unwahrscheinlich, daß sie auch in die Reihe der hier besprochenen Bildungen gehören.

Ohne Zweifel gehören noch manche vereinzelte Angaben hierher, die in verschiedenen Zellarten besondere Fäden oder Netze beschreiben, so SALENSKY (1903) von amöboiden Nährzellen in den Ovarien der Appendicularien und VON WARREN (1903) in den Zellen der Harnblase von *Distomum cirrigerum*.

d) Die Ergastoplasmalehre.

Wie bereits in den voraufgehenden Abschnitten verschiedentlich angedeutet, hat es nicht an Versuchen gefehlt, die besprochenen Tatsachen über Differenzierungen im Cytoplasma miteinander zu vergleichen, dem allerdings ebenso viele Bestrebungen gegenüberstehen, die einzelnen Befunde als etwas Spezifisches abzusondern. BENDA, der seine Mitochondria für ein wichtiges Zellorgan hält, will sie aber streng von Pseudochromosomen und andern derartigen Gebilden gesondert wissen. M. HEIDENHAIN ist dagegen von der Gleichwertigkeit dieser Bildungen überzeugt und reiht ihnen auch die Centrophormien von BALLOWITZ mit Recht ein, ebenso VAN DER STRICHT, der auch den Dotterkern heranzieht. BALLOWITZ wieder (1900) stellt jetzt die Centrophormien mit GOLGI's Apparato reticolare zusammen, und FÜRST schließlich hält alle diese Dinge für gleichwertig. Auf eine breitere Basis sucht HOLMGREN in seiner Trophospongiumlehre zu gelangen, bringt aber, wie bereits besprochen, verschiedenartige Dinge zusammen, so daß auch diese Lehre auf die Ganglienzellen und vielleicht einige andere Objekte beschränkt bleiben muß, jedenfalls in der ihr gegebenen Ausdehnung nicht haltbar ist.

Der ausgiebigste Versuch, Differenzierungsstrukturen des Protoplasmas unter einheitliche Gesichtspunkte zu bringen, ist die Ergastoplasmalehre von GARNIER, M. u. P. BOUIN und PRENANT, die deshalb hier gesondert besprochen sei. Der Begriff Ergoplasma wurde zuerst von DAVIDOFF (1890) angewandt, von GARNIER und BOUIN dann als Ergastoplasma weitergeführt. Am klarsten und auch am weitgehendsten wurde die Lehre von PRENANT (1899) gefaßt dessen eingehende kritische Darstellung auch hier zugrunde gelegt sei. Den Kern der Theorie bildet die Existenz eines Cytoplasmas von höherer Wertigkeit, das sich vom gewöhnlichen Cytoplasma

unterscheidet und als Archoplasma, Kinoplasma, Ergastoplasma bezeichnet wurde. Vom gewöhnlichen Cytoplasma unterscheidet es sich vor allen Dingen dadurch, daß es aus einer chromatischen Substanz besteht, die von dem Kernchromatin abweicht, aus einem Cytochromatin. „On pourra qualifier de substance archoplasmique, kinoplasmique ou ergastoplasmique toute substance du cytoplasme, qui naîtra par différenciation de ce cytoplasme, conservant avec lui, au début de son évolution du moins, des rapports de continuité; qui s'en distinguera par une chromasie spéciale et par une figure particulière, par exemple filamenteuse; qui jouera un rôle prépondérant dans les actes divers de la vie cellulaire, par exemple dans la division de la cellule et dans l'élaboration de produits cellulaires variés; dont la destinée enfin sera de disparaître, ce rôle accompli, en laissant souvent un résidu sans importance fonctionnelle." Besonders häufig tritt dieses „protoplasme supérieur" in Form von Cytomikrosomen und Fäden auf und stellt ein konstantes, wenn auch nicht permanentes, Zellorgan dar.

Die sogenannten kinoplasmatischen Fäden der Zellteilungsstrahlungen und die ergastoplasmatischen Fäden der Spermatocyten, Oocyten und Drüsenzellen sind gleichwertig, woraus die morphologische wie funktionelle Gleichwertigkeit sich teilender und secernierender Zellen folgt. Das Kinoplasma der sich teilenden und das Ergastoplasma der secernierenden Zellen sind aber nur gleichwertig nicht identisch. Es gibt vielmehr so viele verwandte, aber doch voneinander verschiedene Arten von „protoplasme supérieur", wie es analoge, aber verschiedene Äußerungen der Zelltätigkeit gibt.

Spermatocyten wie Oocyten, die in ihrer Wachstumsperiode als secernierende Elemente betrachtet werden, besitzen zu dieser Zeit ein besonderes ergastoplasmatisches Organ, Nebenkern, Sphäre Archoplasma, Idiozom, Dotterkern. In Muskel- und Nervenzellen entsprechen dem die Myo- und Neurofibrillen. Den höchsten Tätigkeitszustand des Archoplasmas, Kinoplasmas, Ergastoplasmas stellt die Gegenwart eines besondern chromatischen Körperchens, des Centralkörpers, innerhalb der archoplasmatischen Masse, im Centrum der kinoplasmatischen Figur, in der Mitte des ergastoplasmatischen Organs dar. „Le corpuscule central peut être considéré comme le produit quintessentiel de ces substances."

Es scheint mir die Ergastoplasmalehre aus zwei verschiedenwertigen Teilen zu bestehen. Einmal liegt ihr die Überzeugung zugrunde, daß in secernierenden und andern funktionstätigen Zellen

eine morphologisch gesonderte Substanz, die dem Chromatin nahe steht, im Plasma vorhanden ist, die bei der Zelltätigkeit eine wichtige Rolle spielt. Dieser Teil der Lehre scheint mir nicht anfechtbar und wird auch meinen weiterhin zu entwickelnden Ansichten zu Grunde liegen. Dagegen scheint mir, wie auch Andern, die Ausdehnung auf Archoplasma wie Kinoplasma unberechtigt zu sein. Ob der Begriff des Archoplasmas in der Zellenlehre überhaupt noch zu halten ist, erscheint sehr zweifelhaft, wenigstens wenn damit mehr als eine bloß topographische Anschauung verbunden sein soll. Aber selbst auch das Archoplasma im ursprünglichen Sinne Boveri's (1888) hat mit den ergastoplasmatischen Bildungen nichts gemein. Das Kinoplasma Strasburger's aber, das sich in der Lehre von der tierischen Zelle nie recht eingebürgert hat, ist, wenigstens hier, bei dem stets fortschreitenden Siegeslauf der dynamischen Zellteilungslehre durchaus belanglos. Vollends die Ausdehnung auf die Myofibrillen — die Neurofibrillen lasse ich zunächst beiseite — also ein Zellprodukt, ist ja ganz und gar nicht angängig. Soll also das Ergastoplasma nicht nur ein bloßer Sammelbegriff für alles in der Zelle befindliche außer Kern und Cytoplasma sein, wogegen ja nichts einzuwenden wäre, als daß ein solcher Begriff überflüssig ist, so ist es einzig und allein auf die funktionellen Differenzierungsstrukturen zu beschränken, die wir jetzt als Chromidialapparat besprechen wollen.

e) Vergleich mit den Befunden bei *Ascaris*.

Was läßt sich nun von all den beschriebenen Zelldifferenzierungen mit unsern Befunden bei *Ascaris* vergleichen? Wir haben gesehen, daß alle stark funktionierenden Zellarten des *Ascaris*-Körpers mit Ausnahme der Ganglienzellen Differenzierungsstrukturen aufweisen können, die als der Ausdruck einer bestimmten Gesetzlichkeit erscheinen. In bestimmter Beziehung zum Funktionszustand der Zelle treten im Cytoplasma stark chromatische Fäden auf, die durch Anordnung und Struktur von andern Gebilden leicht zu trennen sind. Sie stehen in direkter Beziehung zum Zellkern, besonders dessen Chromatin, und es konnte wahrscheinlich gemacht werden, daß sie aus dem Kerne entstammenden Chromatinteilen hervorgehen. Sie verbrauchen sich mit der Zellfunktion, wie vor allem experimentell nachgewiesen werden konnte. Die Gesamtheit dieser im Cytoplasma liegenden Gebilde haben wir als Chromidialapparat bezeichnet.

Suchen wir demgegenüber nunmehr das Gemeinsame festzu-

stellen, was den eben besprochenen Strukturen der verschiedensten Zellarten zukommt, um zu erkennen, wieweit ein Vergleich möglich ist. Da ist denn vor allen Dingen hervorzuheben, daß alle die Mitochondrien, Pseudochromosomen usw. nur aus funktionstätigen Zellen beschrieben wurden. Ganz klar ist dies ja bei den Basalfilamenten, dem Ergastoplasma der secernierenden Zellen, wo die Beziehung zu der Zellfunktion auf der Hand liegt und ja auch der Verallgemeinerung in der Ergastoplasmalehre zugrunde liegt. Nicht anders ist es mit den Mitochondrien und Chondromiten, die auch nur aus funktionstätigen Zellen beschrieben wurden. Gerade die Samenzellen sind in hohem Maße hierher zu rechnen und werden für unsere weitern Betrachtungen besonders interessant sein, da sie eine lebhafte Tätigkeit entwickeln, obwohl der kondensierte Vererbungskern für die eigentlichen Zellfunktionen ausgeschaltet ist. In BENDA's Annahme der motorischen Funktion der Mitochondrien ist dies auch ausgesprochen. Die Pseudochromosomen und echten Dotterkerne der Eizelle lassen ebenfalls die Funktionsbeziehungen deutlich erkennen, zweifelt doch wohl niemand an ihrer Bedeutung für die Dotterbildung. Weiterhin sind sie ja besonders auch aus Knorpelzellen bekannt, aber auch hier nur aus jungen Zellen, die eben in lebhafter Knorpelbildung begriffen sind. Wenig deutlich sind vielleicht die Beziehungen zur Funktion bei BALLOWITZ' Centrophormien; dieser Forscher weist selbst darauf hin, daß die Zellen der DESCEMET'schen Membran wohl nur die Elastica posterior bilden und regenerieren, nach LEBER aber nichts mit der Ausscheidung des Kammerwassers zu tun haben. Dagegen ist wieder bei Trophospongien, d. h. den so bezeichneten Bildungen, die sicher nichts mit Trophospongien zu tun haben, wie oben erörtert wurde, die Beziehung zur Zellfunktion klar, wie von FUCHS z. B. dargelegt wurde. Das gleiche gilt schließlich auch für den am wenigsten in seiner Bedeutung erkannten Apparato reticolare GOLGI's. Auch er ist nur aus funktionstätigen Zellen beschrieben worden, und neuerdings ist von MARENGHI ja auch direkt auf Beziehungen zur Funktion hingewiesen worden.

Stimmen alle diese Strukturen durch ihre Beziehungen zur Zellfunktion untereinander wie mit dem Chromidialapparat von *Ascaris* überein, weiterhin aber auch darin, daß die Struktur sich mit der Funktion ändern kann, daß sie neugebildet werden und wieder verschwinden kann, so liegt noch weiteres Gemeinsame in den Beziehungen all dieser Dinge zum Kern und dessen Chromatin.

Wir haben gesehen, daß die ergastoplasmatischen Bildungen direkt aus dem Kernchromatin hervorgehen sollen; für Pseudochromosomen und ähnliches liegen gleichlautende Angaben von MONTGOMERY vor. Von den Mitochondrien ist allerdings nichts derartiges bekannt, ich bezweifle aber nicht, daß dies festgestellt werden wird. Vom Dotterkern haben wir gesehen, daß er sich unter Umständen sogar direkt vom Kern abschnüren soll, in andern Fällen zu dessen Chromatin Beziehungen hat. Auch die hierher zu zählenden Trophospongien liegen dem Kern dicht an, und der Apparato reticolare umgibt immer den Kern, tritt sogar nach GOLGI selbst direkt mit ihm in Verbindung.

Daß alle diese Strukturen trotz des vielen Gemeinsamen in morphologisch so verschiedener Weise auftreten, spricht durchaus nicht gegen ihre Identifizierung. Wir haben ja gesehen, wie verschiedenartig der Chromidialapparat sich in derselben Zellart zeigen kann, wir wissen, wie in den Samenzellen aus den Mitochondrien Körner, Fäden, Balken, Kugeln usw. hervorgehen können, wie in denselben Ganglienzellen bald Ringe, bald Fadenknäuel sich bilden, wie aus einzelnen Schleifen Fadenkörbe hervorgehen und wie alle diese Dinge in kurzer Zeit während der Funktion ihr Aussehen verändern. Wir wissen ja überhaupt, wie labil das Aussehen von Zellbestandteilen ist, man denke an die Chromosomen, so daß die morphologische Verschiedenheit in keiner Weise gegen die Identität ins Feld zu führen ist.

Auch berufe man sich nicht auf das färberische Verhalten, um diese Dinge auseinanderzuhalten. Es ist nicht im geringsten zu verwundern, wenn funktionelle Strukturen sich verschiedenartig färben, da ja dafür der betr. Funktionszustand verantwortlich ist. Und die sog. spezifischen Färbungen, gern als Reaktionen bezeichnet, sind, so wertvoll sie für das spezielle Studium oft sind, als Differentialdiagnosticum nicht zu brauchen. Man erinnere sich an die spezifischen Centrosomenmethoden und so vieles andere. Was nach allen morphologischen und funktionellen Gesichtspunkten zusammengehört, kann nicht nur aus tinktoriellen Gründen getrennt werden.

Wir zweifeln also nicht, daß alle diese vielfach miteinander verglichenen Strukturen eng zusammengehören und zusammen mit unserm Chromidialapparat der Ausdruck einer bestimmten Gesetzlichkeit sind. Wir sind überzeugt, daß es sich um Bildungen handelt, die nicht eine Besonderheit der betreffenden Zellarten darstellen, sondern ganz allgemein in der Zellorganisation begründet sind. Wir

glauben, daß das Auftreten dieser Strukturen nur eine Art des Ausdrucks dieser allgemeinen Gesetzlichkeit der Zelle ist, und werden weiterhin zu zeigen versuchen, daß auch unsere Kenntnisse auf anderen Gebieten der Zellenlehre uns zu einer einheitlichen Auffassung all dieser Erscheinungen drängen. Und damit sind wir an dem Punkt angelangt, wo wir die Ergebnisse der Protozoenforschung der letzten Jahre heranziehen müssen, um von hier aus neue Einblicke in die Organisation der Zelle zu gewinnen.

f) Der Chromidialapparat der Protozoen.

R. HERTWIG (1899) fand bei *Actinosphaerium eichhorni* das Plasma von zahlreichen, oft in Strängen gelagerten chromatischen Körperchen durchsetzt, deren er im Jahre 1902 den Namen Chromidien gab. Sie nehmen bei übermäßiger Fütterung wie auch bei intensivem Hunger an Masse zu. Ihre Entstehung nehmen sie aus dem Chromatin der Kerne, was dadurch besonders bewiesen wird, daß diese sich unter gewissen Umständen ganz in Chromidien auflösen können. Nach neuen Untersuchungen desselben Forschers (1904) finden sie sich auch normalerweise immer und scheinen aus Chromatin und Nukleolarsubstanz zu bestehen. HERTWIG vergleicht sie mit den Chromatinpartikeln, die aus den Kernen von Metazoeneizellen auswandern können, und spricht ihnen eine große Bedeutung im Zellenleben zu. An diese Strukturen schließt er nun eine Einrichtung an, die sich bei beschalten Rhizopoden findet; im Plasma findet sich hier außer den Kernen ein chromatisches Netz, das er als Chromidialnetz bezeichnet. Aus diesem können sich unter Umständen Kerne neu bilden, was er an *Arcella* (1899 b) bewiesen hatte. Diesen Vorgang der Kernneubildung aus dem Chromidialnetz konnte dann SCHAUDINN (1903) für mehrere Rhizopoden nachweisen und kommt zu dem Schluß, daß diese Struktur nicht anderes ist als die verteilte Geschlechtskernsubstanz. Damit war allerdings der Begriff des Chromidiums ein doppelter geworden, je nachdem man ihn morphologisch oder physiologisch faßte. Dies betont auch neuerdings HERTWIG (1904): „Aber die physiologische Wertigkeit von Chromidien und Chromidialnetz ist nicht ganz die gleiche. Das Chromidialnetz der Thalamophoren ist nach meiner Auffassung der Hauptsitz der funktionellen Tätigkeit des Kernes; es kann daher auch der Ausgangspunkt für die Bildung neuer Kerne werden. Die Chromidien des *Actinosphaerium* dagegen scheinen mir vorwiegend überschüssige, aus dem Kern heraustretende und ohne weitere Funktion zugrunde

gehende Teile zu sein, desgleichen wohl auch die oben erwähnten Chromidien der Eizellen. Sie treten im Laufe des Stoffwechsels der Zellen auf." Ich glaube, daß daher auch eine vollständige Trennung der Begriffe notwendig ist. Die Durchführung gehört nicht hierher; sie erfordert aber, um den Begriff aus dem Rahmen der Protozoenforschung herauszuheben und für die gesamte Zellenlehre fruchtbar zu machen, daß wir das Chromidialnetz, soweit es Geschlechtskernsubstanz ist, ausschalten und den Begriff des Chromidiums ausschließlich auf ein somatisches Chromatin beschränken, das aus dem Kern stammend im Plasma sich findet und hier eine bestimmte Rolle spielt.[1]) Halten wir an diesem modifizierten Begriff des Chromidiums fest, so wird es sich als ein elementarer Bestandteil der Zellen erweisen und gerade durch die neuste Protozoenforschung zu einem Lichtträger für mannigfache Erscheinungen des Zellenlebens erhoben.

Die überaus merkwürdigen Ergebnisse, zu denen in neuster Zeit Schaudinn (1904), v. Prowazek (1904 a), Léger (1904) für Blutflagellaten und Gregarinen gekommen sind, lassen uns unter Zugrundelegung der Chromidienlehre und im Vergleich mit unzähligen unverstandenen Erscheinungen der Metazoenzelle eine allgemeine Gesetzlichkeit erkennen, die in allgemeinster Ausdrucksweise als die Doppelkernigkeit der tierischen Zelle zu bezeichnen wäre. Nach Schaudinn und v. Prowazek besteht der Kern eines ruhenden *Trypanosoma* oder *Herpetomonas* aus zwei ineinandergeschachtelten Kernen, die sich bei der Umbildung des Ookineten zum *Trypanosoma* voneinander trennen. Der eine wird zum Geschlechtskern, der andere zum Bewegungskern oder Blepharoplast. (Diese Bezeichnung ist wegen ihrer schwankenden Bedeutung in der Literatur besser zu vermeiden.) Jeder der Kerne hat die gleiche Chromosomenzahl, jeder wird bei den männlichen oder weiblichen Reifungsprozessen reduziert, jeder wird befruchtet. Die großen Komplikationen, die noch durch die Centrosomen und anderes bedingt werden, können wir hier übergehen, da für uns nur als Hauptresultat in Betracht kommt: die Trennung in zwei unter Umständen vereinigte Kerne, einen — wie ich mit den Terminis Weismann's weiterhin sagen möchte — propagatorischen und einen somatischen. Diese sind ohne weiteres mit dem Mikro- und Makronucleus der Infusorien zu vergleichen.

1) s. R. Goldschmidt, Die Chromidien der Protozoen, in: Arch. Protistenk., V. 5.

Prinzipiell das Gleiche ist auch aus den Untersuchungen LÉGER's (1904) zu schließen. Dieser fand bei *Stylorhynchus*, daß in den Cysten aus dem Kern der Gregarine während der zur Sporoblastenbildung führenden Teilungen zwei Arten von Kernen auftreten, die er als germinative und somatische bezeichnet. Erstere, die die Kerne der Geschlechtszellen liefern, vermehren sich durch regelmäßige Mitosen mit 4 schleifenförmigen Chromosomen, an deren Stelle in letztern zahlreiche kleine Chromatinbrocken treten. Diese somatischen Kerne degenerieren dann nach Ausbildung der Geschlechtsprodukte. LÉGER folgert aus diesen Feststellungen: „Ces faits qui méritent d'être comparés avec les intéressantes observations de BOVERI sur la différenciation précoce des cellules germinatives dans le développement de l'*Ascaris* (1887) nous portent à concevoir la Grégarine, au cours de la gamétogénèse, comme un organisme plus complexe, qu'on ne le pensait jusqu'ici, en quelque sorte presque un Métazoaire, puisqu'il comprendrait un soma nucléé comportant des cellules sexuelles". In diesem Vergleich mit der Diminution von *Ascaris* liegen, wie wir sehen werden, für uns wesentliche Berührungspunkte. Es ist interessant, daß auch v. PROWAZEK (1904b) denselben Vergleich zieht auf Grund seiner Untersuchungen an einem Flagellaten, *Bodo lacertae*, der auch zu bestimmten Zeiten seines Lebenscyklus die Trennung in zwei Kernarten aufweist.

Wenn wir nunmehr diese Tatsachen mit den Ergebnissen der Metazoencytologie vergleichen, werden wir dazu geführt, eine durchgehende Gesetzlichkeit im Bau der tierischen Zelle zu statuieren, die uns zahlreiche Tatsachen verständlich macht. Es ist erfreulich, daß SCHAUDINN von der Betrachtung der Protozoen aus zu prinzipiell gleichen Schlüssen kam, die in seiner vorläufigen Mitteilung (1903) zwar nur angedeutet sind, mir aber durch mündliche Mitteilung als in gleicher Richtung zielend bekannt sind.

SCHAUDINN sagt dort: „Die Aufgabe der weitern Forschung wird es nun sein, auch die Zellen der höhern Wesen auf das Vorhandensein dieser zwei bei gewissen Protozoen für verschiedene Zwecke ausgebildeten Kernbestandteile, der Stoffwechsel- und Geschlechtskernsubstanz zu untersuchen und ihr Verhalten zueinander festzustellen. Ich vermute, daß die Verhältnisse bei den meisten Zellen, die nur einkernig sind, ähnlich liegen werden, wie bei *Entamoeba coli* und *Actinosphaerium*, daß nämlich Geschlechts- und Stoffwechselkernsubstanz während des größten Teils des Zellenlebens in einem einzigen morphologisch differenzierten Zellkern vereinigt sind...." Wie

ich mir diese Voraussage SCHAUDINN's erfüllt denke, sei nunmehr erörtert.

IV. Allgemeine Schlußfolgerungen.

Nachdem in dem zweiten Abschnitt dieser Arbeit gezeigt wurde, daß in den Zellen des *Ascaris*-Körpers neben dem Kern eine besondere chromatische Einrichtung in besonders schöner Ausprägung nachzuweisen ist, der Chromidialapparat, der die engsten Beziehungen zum Kern wie zur Intensität der Funktion aufweist; nachdem ferner in einem dritten Abschnitt gezeigt wurde, daß ähnliche Verhältnisse in allen funktionstätigen Zellen nachzuweisen sind, die sich ungezwungen alle unter einem einheitlichen Gesichtspunkt betrachten lassen, besonders wenn man sie mit den Einrichtungen der Protozoen vergleicht, können wir nunmehr aus dem vorhandenen Tatsachenmaterial einige Schlüsse allgemeinerer Natur ziehen. Die Schlüsse seien zunächst in Form von Thesen aufgestellt und dann im einzelnen besprochen, wobei denn auch Bemerkungen allgemeinerer Art über die mitgeteilten Tatsachen ihren Platz finden. Mir scheint also aus dem angeführten und noch zu besprechenden Tatsachenmaterial hervorzugehen:

1. Jede tierische Zelle ist ihrem Wesen nach doppelkernig: sie enthält einen somatischen und einen propagatorischen Kern. Ersterer steht den somatischen Funktionen, Stoffwechsel und Bewegung vor und kann vorherrschend Stoffwechselkern oder Bewegungskern sein. Der propagatorische Kern enthält vor allem die Vererbungssubstanzen, denen auch die Fähigkeit zukommt, einen neuen Stoffwechselkern zu erzeugen.

2. Die beiden Kernarten sind gewöhnlich in einem Kern, dem Amphinucleus, vereinigt. Die Trennung kann in mehr oder minder hohem Maße erfolgen; eine völlige Trennung ist selten, am häufigsten eine Trennung in einen vorwiegend propagatorischen, aber doch gemischten Kern, den Zellkern im gebräuchlichen Sinne, und die Hauptmasse des somatischen Kerns, den Chromidialapparat.

3. Die vollständige Trennung beider Kernarten dürfte nur in wenigen Fällen vorliegen, im Zusammenhang mit der Fortpflanzung bei den Protozoen, ferner in der Oogenese und Spermatogenese der Metazoen.

4. In Gewebezellen kann die Trennung gar nicht bemerkbar sein, wie in den meisten nicht lebhaft funktionierenden Zellen, auch fertig ausgebildeten Eizellen. Innerhalb des Kerns kann sie dann

besonders bei Eizellen bemerkbar werden in der Unterscheidung zweier Chromatinarten, des Idiochromatins und Trophochromatins. Deutlich wird dann die Trennung, wenn Teile des somatischen Kerns ins Plasma gelangen, hier Chromidien bildend. Bei Drüsenzellen besonders tritt dies in regelmäßigen Perioden ein, bei Eizellen während der Dotterbildung. Eine nahezu vollständige Trennung kann dann in Ganglienzellen und Muskelzellen verwirklicht sein. Der somatische Kern liegt als Chromidialapparat im Plasma, steht aber in engster Verbindung mit dem vorwiegend propagatorischen Kern, von dem aus er immer neu ersetzt wird.

5. Zellen mit nur propagatorischem Kern, der aber ja den somatischen neubilden kann, sind wohl nur in den Gameten der Protozoen und in gewissen Nährzellen des Ovariums gegeben, möglicherweise auch in manchen Spermatozoenarten.

6. Zellen mit nur somatischem Kern sind auch möglich; der Restkörper der Gregarinen, die diminuierten Zellen von *Ascaris*, gewisse Muskelzellen.

Es mag manchem zunächst befremdlich erscheinen, daß ich mit SCHAUDINN der Zelle eine primäre Doppelkernigkeit zuschreibe, die also nicht eine gelegentliche Besonderheit ist, wie man es sich bisher meist von den Infusorien vorstellte, sondern ein ursprüngliches Organisationsprinzip. (Man darf sich natürlich nicht an das Wort „doppelkernig" stoßen; wie das zu verstehen, geht aus dem Folgenden ja hervor.) Und doch wird man sich diesem Schluß nicht entziehen können, wenn man die Fülle der eine ununterbrochene Kette bildenden Tatsachen durchmustert. Die neusten Forschungen zeigen uns bei so ziemlich allen Gruppen von Protozoen die Doppelkernigkeit in prinzipiell übereinstimmender Weise. Einfacher gebaute Formen, die Gregarinen, zeigen uns die Trennung für gewöhnlich nur in sehr geringem Maße. Neben dem gemischten Kern können noch dem Kern entstammende chromatische Körper im Plasma vorkommen, die Chromidien (LÉGER 1904), die eben Teile des somatischen Kerns darstellen. Eine völlige Trennung beider Kernarten tritt aber nur während der Fortpflanzung ein; aus den Teilungen des Kerns entstehen somatische Kerne und propagatorische. Leider konnte LÉGER die erste Teilung nicht beobachten; es ist aber nach Analogie mit den Trypanosomen zu erwarten, daß sie durch eine Art von Heteropolie die Trennung der beiden Kernarten ausführt. Es ist bereits oben mitgeteilt, wie die somatischen Kerne nach wenigen Teilungen mit nichtregulären Chromosomen zugrunde gehen. Daß sie aber noch ihre somatischen

Fähigkeiten besitzen, geht aus der Beobachtung von BERNDT (1902) hervor, daß der Restkörper noch amöboide Bewegungen ausführt. Den gleichen Fall der Trennung beider Kerne zur Zeit der Fortpflanzung zeigt uns nach PROWAZEK's (1904 b) Untersuchungen ja auch ein Flagellat. Es erscheint mir interessant, daß dies hier vor einer Autogamie geschieht. Bei der typischen Autogamie des *Actinosphaerium* (HERTWIG 1898) gehen ja auch erst zahlreiche Kerne, die also wohl somatischer Natur sind, zugrunde, worauf PROWAZEK auch hinweist; man wird dadurch zu der Annahme verlockt, daß Befruchtung, Konjugation und Autogamie die Möglichkeit für den propagatorischen Kern herbeiführen, den verbrauchten somatischen wieder neuzubilden. Das, was für den Sonderfall der Infusorien denkbar war, scheint da nun eine weitgehende Gültigkeit zu haben.

Von einer gewissen Dauer scheint bei vielen Rhizopoden die Trennung beider Kernarten zu sein, wie wir aus HERTWIG's (1899 b) Untersuchungen an *Arcella* wissen. Durch SCHAUDINN (1903) wissen wir weiter, daß das, was HERTWIG dort Chromidialnetz nannte, die vom somatischen Kern getrennte Geschlechtskernsubstanz ist. Der Name Chromidialnetz ist also hier zu streichen, da den wirklichen Chromidien ja die somatischen Kerne entsprechen. Die besondere Art der Fortpflanzung ist es wohl, die es hier bedingte, daß die somatischen Kerne Kernform zeigen und die propagatorischen als chromatisches Netz auftreten, während im allgemeinen ja Neigung zum umgekehrten Verhältnis besteht.

Eine dauernde Trennung beider Kerne besteht bei den besonders in ihrem Bewegungsapparat höchst organisierten Formen, den Trypanosomen und Infusorien. Beide haben nur ein kurzes Stadium, das beide Kerne vereinigt zeigt, das ist gleich nach der Befruchtung. Bei beiden folgt ihr eine Teilung des befruchteten Kerns, die nichts anderes ist als die Zerlegung in propagatorischen und somatischen Teil. Aus SCHAUDINN's Trypanosomenarbeit, deren Bedeutung für die Cytologie noch gar nicht zu ermessen ist, geht dies besonders schön hervor; er schildert, wie diese erste Teilung die zur Bildung des Bewegungskerns führt, eine heteropole ist und zwei verschiedenartige Kerne liefert. Möglicherweise wird sich dies auch einmal bei Infusorien feststellen lassen. Diese zeigen nun entsprechend ihrer hohen Differenzierung die vollständige Durchführung der Trennung beider Kerne. Der somatische Kern oder Makronucleus kann in der typischen Form des Chromidialapparats, also in Form verästelter Fäden auftreten, z. B. bei einem von CAULLERY

u. MESNIL (1903) beschriebenen parasitischen Infusor dauernd, bei *Cyrtostomum* (BÜTSCHLI 1876), *Opalinopsis* (FÖTTINGER 1881) und *Dileptus* (HERTWIG 1903a, b) nur vor der Teilung. Nach allem, was wir wissen, treten die propagatorischen oder Nebenkerne erst zum Zwecke der Konjugation in Tätigkeit. Ein konjugierendes Infusor ist danach durchaus mit einer Gregarine in der Kopulationscyste zu vergleichen. Die Sporoblasten entsprechen den Nebenkernen, der Infusorienkörper mit dem degenerierenden Makronucleus dem Restkörper mit den degenerierenden somatischen Kernen. Im einen Fall bildet der aus der Befruchtung hervorgehende Kern die Kerne der Sporen, im andern löst er sich nicht als Gamet vom Mutterkörper los, sondern „regeneriert" diesen wieder durch Bildung eines neuen Somakerns. Der Lebenscyklus eines Infusors entspricht also auch dem einer Gregarine, die gametoide Generation ist in das Infusor einbezogen worden.

Es ist gesagt worden, daß bei den Metazoenzellen die völlige Trennung beider Kernarten nur in wenigen Fällen eintritt. Ein solcher Fall scheint mir im Ovarium von *Dytiscus* nach den vielbesprochenen Untersuchungen GIARDINA's (1901) vorzuliegen. Das wesentliche Ergebnis dieser Studien ist bekanntlich die Feststellung, daß bei der Differenzierung in Ei und Nährzellen der Spindel eine besondere aus dem Kern entstandene chromatische Masse aufliegt, die nur in die Eizelle übergeht und wieder in den Kern aufgenommen wird. Man hat dies in der verschiedensten Weise gedeutet. Besonders von BOVERI (1904) ist dies in seiner gedankenreichen Zusammenfassung ausführlich geschehen. Er vergleicht den Vorgang mit der Chromatindiminution von *Ascaris* und vermag durch ein einfaches Schema dies äußerst deutlich verständlich zu machen. Ich glaube allerdings, daß dieser Vergleich richtiger in anderer Weise durchgeführt werden muß, als es von BOVERI geschieht. BOVERI glaubt, daß die Nährzellen diminuierte somatische Zellen sind, also Zellen, denen bei der Teilung nur ein Teil des Chromatins zugewiesen wird, der nicht das Keimplasma enthält. Meiner Überzeugung nach stellt nun der chromatische Ring, der die Spindel umgibt, den somatischen Kern dar, der also während der Teilung von dem in Chromosomen umgebildeten propagatorischen geschieden ist. Die beiden Teilzellen erhalten jede ihren propagatorischen Kernteil, aber nur die eine zur Eizelle bestimmte erhält den somatischen Kern. Sie erhält ihn, weil sie zu bedeutenden somatischen Funktionen bestimmt ist, dem Anwachsen auf das Vieltausendfache ihres

Volumens durch Dotterbildung. Die Nährzellen haben ihn nicht nötig, weil sie sich nur weiter teilen, um dann verbraucht zu werden, weil sie keine somatischen, trophischen Funktionen zu erfüllen brauchen.

Diese völlige Trennung der beiden Kernarten läßt sich dann ohne weiteres mit den noch deutlichern Verhältnissen der Samenzellen vergleichen. Hier tritt vielfach schon während der Reifeteilungen die Trennung auf, indem der somatische Kern in Form der bekannten Mitochondrien im Plasma zerstreut ist, also die Form eines Chromidialapparats hat. Während der Zellteilung zeigt er das gleiche Verhalten wie der ihm entsprechende chromatische Ring von *Dytiscus*, er hüllt mantelförmig die Spindel ein, wird aber dann auf beide Zellen verteilt, die ja beide die gleiche Bestimmung haben. Ist dann die Umwandlung in den Mitochondrienkörper oder Nebenkern in der Spermatide vollzogen, so ist auch die völlige Trennung beider Kerne, des propagatorischen als Spermienkopf und des somatischen als Nebenkernderivat, erreicht. Das Spermatozoon ist auf diesem Stadium gebaut wie ein *Trypanosoma* oder Infusor. Warum tritt gerade hier die Sonderung der beiden Kerne so scharf ein? Der propagatorische Kern als reiner Vererbungsträger ist in dem Kopf kondensiert, gewissermaßen zur Ruhe gesetzt. Die motorischen und trophischen Funktionen — das oft außerordentlich langlebige Spermatozoon hat ja auch seinen Stoffwechsel — werden daher mit ihrem Centrum, dem somatischen Kern, gesondert. Die deutliche Zweikernigkeit des Spermatozoons ist somit genau wie bei dem Infusor oder Trypanosoma in der bei einer Metazoenzelle ungewöhnlichen Selbständigkeit und Höhe der Zellorganisation bedingt.

Als einen weitern Fall der völligen Sonderung von somatischem und propagatorischem Kern betrachte ich das sogenannte „accessorische Chromosom", das nach verschiedenen neuern Untersuchungen eine Rolle in der Insekten-Spermatogenese spielt. Es tritt als ein durch Größe, färberisches Verhalten und Struktur gesondertes Element in Spermatogonien oder Spermatocyten auf und ist vor allem dadurch ausgezeichnet, daß es bei den Reifungsteilungen nur in eine Zelle gelangt, so daß die eine Hälfte der Spermien es besitzt, die andere nicht (Henking 1891). Über seine Bedeutung sind verschiedene Hypothesen aufgestellt worden. Man hat es mit der Geschlechtsbestimmung in Verbindung gebracht, hat sogar die Sphäre daraus hervorgehen lassen. Mir erscheint für seine Deutung besonders wichtig, was durch Sutton (1900, 1902) festgestellt wurde, daß es

nach der Teilung der Zelle eine Art von eigenem Kern bildet, der dem aus den übrigen Chromosomen gebildeten anliegt und im Gegensatz zu diesem ein typisches Reticulum bildet, woraus auf engere Beziehungen zum Plasma geschlossen wird. Ich bitte nun in der beistehenden Fig. Q die Bilder von GIARDINA, SUTTON, MEVES zu

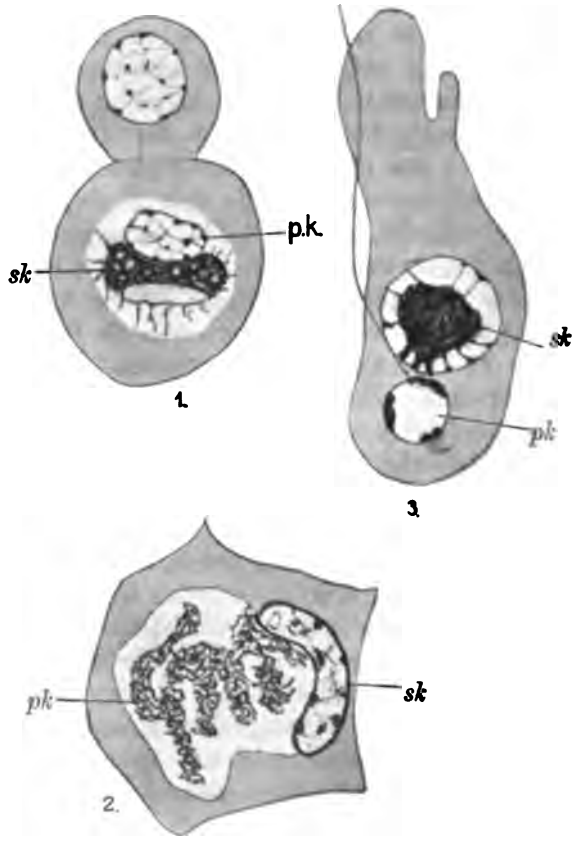


Fig. Q.

vergleichen. In 1 die Eizelle von *Dytiscus* nach der Teilung, in 2 eine Spermatogonie von *Brachystola magna*, in 3 eine Spermatide von *Pygaera bucephala*. Ich denke, daß die Ähnlichkeit dieser Bildungen auffallend ist. Um den Vergleich auf ganz sichere Basis stellen zu können, müßte man allerdings genau das Verhältnis vom accessorischen Chromosom zum Nebenkern kennen. Dies steht aber bis jetzt noch aus. Erweist sich meine Annahme als richtig, dann

unterscheiden sich die beiden Spermienarten durch verschiedene motorische und trophische Fähigkeit, doch ist es wertlos dies vorderhand weiter auszuführen.

Ich habe angeführt, daß bei den meisten Zellarten der Metazoen die Trennung der beiden Kernarten nicht eine vollständige ist. Bei Zellen, denen weiter keine besonders intensive Tätigkeit zukommt, also Stützzellen, Deckzellen u. dgl. wird sich wohl auch nie etwas derartiges nachweisen lassen. Auch im *Ascaris*-Körper, der alle diese Dinge so stark ausgeprägt zeigt, sind z. B. die riesengroßen Stützzellen des Vorderendes ganz frei von derartigem, ebenso die großen sog. Exkretionszellen, die aber wohl nur die Bildner der Exkretionskanäle sind. Ganz deutlich sahen wir es im Oesophagus vor uns, wo nur die muskulösen Flächenzellen einen Chromidialapparat besitzen, die stützenden Kantenzellen aber nicht. Bei allen Arten von funktionstätigen Zellen ist aber die Trennung dauernd oder zeitweilig zu erkennen.

Am schwersten ist dies, wenn die Sonderung innerhalb eines einheitlichen Kerns vorgeht, derart, daß die Existenz von zwei Arten von Chromatin erschlossen werden muß. In sehr glücklicher Weise hat dies neuerdings Lubosch (1902) durchgeführt, indem er die Begriffe des Idiochromatins und Trophochromatins aufstellte. Er wird dazu vor allen Dingen durch die Verhältnisse des Amphibienkeimbläschens geführt. Die Nucleolengenerationen, die hier, vor allem nach Carnoy's bekannten Untersuchungen, während der Wachstumsperiode auftreten, sind eben der Ausdruck dieses Trophochromatins. Der somatische Kern funktionniert hier während der trophischen Periode der Zelle, ohne aber seine Lagerung innerhalb des Amphinucleus aufzugeben. Der gleiche Fall dürfte auch vorliegen, wenn die trophischen Prozesse deutliche Beziehungen zu einem Nucleolus zeigen, wie z. B. in den Entodermzellen der *Nassa*-Embryonen nach R. W. Hoffmann (1902). Der Nucleolus enthält dann hier das Trophochromatin.

Weitaus die häufigste Art, in der sich die Existenz der beiden Kernarten ausprägt, ist die eines zeitweiligen Auftretens der somatischen Kernsubstanz im Plasma. Es sind dies alle die hier beschriebenen und aus der Literatur angeführten Fälle der lebhaft funktionierenden Gewebezellen, die Fälle, in denen wir von einem Chromidialapparat im engern Sinne sprechen. Aber auch innerhalb der Ausbildung dieses Apparats treffen wir die verschiedenartigsten Stufen an. Die Verschiedenheit der Ausbildung der hierher zu

des somatischen Kerns: er verbraucht sich zum Teil während der Funktion und wird von seinem im Zellkern liegenden Teil aus neu ergänzt. Die Ergänzung geschieht andauernd während der Zellfunktion, so daß bei Zellen, die nicht periodenweise funktionieren wie Drüsenzellen, bei Ganglienzellen, Muskelzellen, der Chromidialapparat dauernd vorhanden sein kann und nur bei Erschöpfung zeitweise verschwindet.

R. HERTWIG (1902) sprach sich bekanntlich dahin aus, daß auch das Protoplasma Chromatin enthalte, das unter dem Einfluß des Kerns aktiviert werden könne. Er läßt sogar das Kernchromatin aus dem Chromatin des Plasmas sich vermehren. Zum Teil betrifft diese Annahme den als Idiochromatin bezeichneten Chromatinteil des Kerns, für den sie wohl auch sehr wahrscheinlich ist, z. B. in Anbetracht der Chromatinzunahme nach Teilung und Befruchtung. Andrerseits stammen aber auch von HERTWIG selbst wichtige Angaben über Austritt von Chromatin aus dem Kern. Ich halte es sehr wohl für möglich, daß somatisches Chromatin entsprechend HERTWIG's Annahme im Plasma vorhanden ist und dann in den Fällen, in denen ein Chromidialapparat auftritt, durch dem Kern entstammende Chromatinteilchen dem somatischen Kernapparat assimiliert werden.

Noch eine Frage ist zu besprechen, die Beziehung des Chromidialapparats zur Kernplasmarelation. Mit diesem Terminus bezeichnet HERTWIG (1903) die Tatsache, daß Kern und Plasma immer in einem bestimmten Größenverhältnis zueinander stehen, das für das Leben der Zelle von größter Wichtigkeit ist. In gleichem Sinne lauten die von botanischer wie zoologischer Seite formulierten Gesetze über die Gleichartigkeit der Zellgröße im Organismus (s. BOVERI 1904). *Ascaris* scheint diese Gesetze zu durchbrechen, indem das Wachstum der meisten Organe durch ein Riesenwachstum ihrer Zellen vor sich geht, ein größeres Tier also im Gegensatz zu dem meisten Bekannten die gleiche Zahl größerer Zellen besitzt. Diese großen Zellen sind aber meist durch relativ sehr kleine Kerne ausgezeichnet, und so liegt es nahe, die Annahme zu machen, daß durch den stark ausgebildeten Chromidialapparat dieses Mißverhältnis kompensiert wird, da es sich ja bei der Kerngröße um die wirkende Oberfläche handelt. Einen Entscheid möchte ich darüber nicht fällen.

In den zu Eingang dieses Kapitels aufgestellten Thesen ist gesagt worden, daß auch Zellen mit rein propagatorischem Kern vorkommen können. Dahin sind Gameten von Protozoen zu rechnen.

bei deren Bildung sich der somatische Kern von dem propagatorischen trennte, wie die besprochenen Gameten der Gregarinen. Auch von Metazoen-Eizellen können wir uns vorstellen, daß sie während der Dotterbildung und in den sog. Vorstadien der Eireifung ihren somatischen Kernteil aufgebraucht haben und die zur Reifung bereite Eizelle einen rein propagatorischen Kern besitzt. Dies ist vielleicht bei den Eiern der Fall, deren Kern dann vollständig in die Reifungsspindelbildung eingeht. Bei denen jedoch, die einen chromatischen Nucleolus unabhängig von den Chromosomen zu dieser Zeit zeigen, z. B. *Myzostoma*, repräsentiert dieser eben den Rest des somatischen Kerns. So fände denn auch diese in der Frage der Chromosomenbildung viel diskutierte Bildung (Hartmann 1902, Goldschmidt 1902, Günther 1903 u. a.) ihre Erklärung. Das gereifte Ei enthält dann jedenfalls einen rein propagatorischen Kern, der dann seinen somatischen Partner wieder neu bildet nach der Befruchtung, ebenso wie der konjugierte Infusorien-Mikronucleus seinen Makronucleus bildet. Auch in wenig beweglichen oder starren Spermien könnte der somatische Kern ganz fehlen, doch ist mir kein derartiges Beispiel bekannt.

Als Zellen mit rein somatischem Kern möchte ich zunächst nur die Restkörperzellen der Gregarinen bezeichnen, die sich zwar noch bewegen können, aber dann absterben. Vorwiegend somatischer Natur sind die diminuierten Zellen von *Ascaris*. Als Chromatindiminution bezeichnete bekanntlich Boveri die auffallende Erscheinung, die er zuerst bei *Ascaris megalocephala* entdeckte, daß bei der Furchungsteilung des Eies die eine Teilzelle die Enden der Chromosomen abwirft und ihre Mittelteile in kleine Chromatinstückchen zerlegt, während in der andern Zelle die Chromosomen ihren Schleifencharakter behalten. Das gleiche findet bei jeder weitern Teilung dieser letztern Zelle statt, so daß schließlich zahlreiche Zellen mit „diminuierten" Chromosomen entstehen, denen eine mit den 4 ursprünglichen schleifenförmigen Chromosomen gegenübersteht. Die letztere ist die Urgeschlechtszelle, und so ist durch die Chromatinanordnung eine Trennung in somatische und propagatorische Zellen gegeben. Im ersten Augenblick schien dies ein morphologischer Beweis für Weismann's Ideen zu sein, es zeigte sich aber weiterhin, daß diese Diminution selbst innerhalb der Gruppe der Nematoden nur bei einigen Formen vorkommt. Eine so allgemeine Bedeutung konnte also der Erscheinung nicht zukommen. Es ist auch seitdem nur ein Fall bekannt geworden, der sich in gleicher

Weise deuten ließe, die erwähnten Untersuchungen GIARDINA's. Wir werden aber gleich sehen, daß dies in anderer Weise geschehen muß, als es BOVERI tut. Es ist nun mit Recht von BOVERI dargelegt worden, daß die abgeworfenen Schleifenenden die für die somatischen Zellen belanglosen Vererbungsteile enthalten. Bei der Kernrekonstruktion in den Urgeschlechtszellen zeigt sich ja auch daß die Schleifenenden intakt bleiben, während die mittlern Teile die allein den somatischen Zellen zukommen, ein Kernnetz mit feiner Chromatinverteilung bilden, wie es nach schon erwähnten Untersuchungen bei Stoffwechselbeziehungen zwischen Kern und Plasma auftritt. Neuerdings sucht BOVERI (1904) einen Zusammenhang zwischen der Diminutionserscheinung und besondern Bauverhältnissen der Spermatozoen der betreffenden Formen, scheint aber selbst dieser in einer Anmerkung gegebenen Deutung keinen großen Wert beizumessen. Mir scheinen die Diminutionserscheinungen gerade unter den hier von mir entwickelten Gesichtspunkten verständlicher zu werden. Die abgeworfenen Schleifenenden entsprechen dem propagatorischen Kern, die erhaltenen Mittelteile dem somatischen. Die Übereinstimmung mit den Gregarinen, die auch LÉGER betont, ist dann frappant. In beiden Fällen teilt sich der propagatorische resp. gemischte Kern mit 4 schleifenförmigen Chromosomen (zufällig stimmt auch die Zahl), der somatische dagegen mit zahlreichen kleinen Chromatinbrocken! Bei der Gregarine geht dann der somatische Kern nach einigen Teilungen zugrunde, er kann sich ja nicht mehr fortpflanzen (die somatischen Fähigkeiten erweist er noch in der Bewegungsfähigkeit des Restkörpers), und der sog. Restkörper ist als selbständiges Lebewesen — sit venia verbo — überflüssig. Was tut nun die somatische Zelle der *Ascaris*? Sie liefert durch weitere Teilungen das Soma, das dem mehrkernigen Restkörper der Gregarine also entspricht. Dies ist aber auch ohne propagatorischen Kern lebensfähig, weil es eben einen Teil eines Metazoenkörpers ausmacht. Das Fehlen des propagatorischen Kerns aber beschränkt die Teilungsfähigkeit der Zelle, sie erlischt nach einiger Zeit, und so kommt die Besonderheit zustande, daß der *Ascaris*-Körper durch Riesenwachstum seiner Zellen, nicht durch Zellteilung wächst. Die einfache logische Folge hieraus ist auch die mangelnde Regenerationsfähigkeit, die ja ebenfalls bekannt ist. Beide Erscheinungen haben also in der Chromatindiminution ihre Ursache. Zwei Gewebe des *Ascaris*-Körpers sind von dem Wachstum ohne Teilung ausgeschlossen, das ist Hypodermis und Mitteldarm. Erstere gibt eine weitere Be-

stätigung unserer Deutung, denn die Kernvermehrung in ihrer syncytialen Masse geht ausschließlich durch Amitose vor sich. Der Mitteldarm dagegen, der mitotisch weiter wächst, ist bisher noch ein wunder Punkt meiner Annahme. In den Arbeiten Boveri's ist nichts darüber enthalten, ob sich die dieses Organ bildenden Zellen bezüglich der Diminution anders verhalten, ich zweifle aber nicht, daß eine erneute Untersuchung hier Unterschiede aufdecken wird.

Wie steht es nunmehr mit dem Vergleich der *Ascaris*-Diminution und *Dytiscus*? Nach Boveri's Vergleichsschema (1904) würde der die Spindel umlagernde chromatische Körper, der nur den Geschlechtszellen zuerteilt wird, den Schleifenenden entsprechen, die Chromosomen, die in gleicher Weise auf Ei und Nährzellen verteilt werden, den Mittelstücken der *Ascaris*-Chromosomen. Aus obigem ergibt sich gerade das Umgekehrte; es wäre ja auch sehr verwunderlich, wenn gerade der idioplasmatische Kernteil in solcher Nebenkernform aufträte, die nach all dem hier Besprochenen immer der typische Ausdruck des Trophochromatins ist.

Als eine weitere Möglichkeit des ausschließlichen oder fast ausschließlichen Vorhandenseins des somatischen Kerns wurden gewisse Muskelzellen genannt. Ich dachte dabei an die Muskelzellen des Appendicularienschwanzes. In diesen Zellen verzweigen sich die Kerne nach Seeliger's Untersuchungen (1900) mit zunehmendem Wachstum des Tieres, so daß sie schließlich als ein aus zarten Fäden zusammengesetztes Netz erscheinen und so der ganze Kern die Form eines Chromidialapparats angenommen hat. Ich bezweifle nicht, daß diese Zellen keinen propagatorischen Kernanteil mehr besitzen, ein Diminutionsvorgang in der Entwicklung dürfte aber sehr schwer festzustellen sein. Ohne Zweifel werden noch mancherlei Objekte, gerade solche mit reich verästelten Kernen, dieser Kategorie eingeordnet werden müssen.

Zum Schluß sei es mir gestattet, die hier entwickelten Anschauungen noch einmal an der Hand einiger einfacher Schemata vorzuführen. Zuvor nur noch eine Bemerkung über die angewandte Nomenclatur. Ich bezeichne im allgemeinen die beiden jeder Zelle zukommenden Kernarten oder Kernanteile, wenn man so lieber will, als somatischen und propagatorischen Kern. Sind sie vereinigt, so ist der Zellkern — dies ist die nichtsvindicierende Bezeichnung für sämtliche in Kernform auftretende Kombinationen — ein Amphinucleus. Ist innerhalb eines Amphinucleus die Existenz beider Kernarten durch ihr verschiedenartiges Chromatin nach-

zuweisen, so sprechen wir von Idiochromatin und Trophochromatin. Tritt der ganze oder meist nur Teile des somatischen Kerns in verteilter Form im Plasma auf, so sprechen wir von einem Chromidialapparat, der seinerseits in Form von Chromidien = Cytomikrosomen, Mitochondria etc., Chromidialfäden = Chondromiten, Pseudochromosomen, Archoplasmaschleifen etc., Chromidialkörpern = Dotterkern, Nebenkern, Chromidialnetzen = Apparato reticolare, Trophospongien (s. o.), Centrophormien erscheinen kann.

In sämtlichen schematischen Figuren der Tafel 8 ist der somatische Kern rot, der propagatorische blau gehalten. Die beigefügten Bezeichnungen sind die gewöhnlich für die betreffenden Dinge angewandten Termini. Die Figuren der ersten Reihe (45—51 illustrieren die Fälle der völligen Trennung beider Kernarten. Fig. 45 stellt die Kernverhältnisse eines Rhizopods dar, das den resp. die somatischen Kerne in Kernform, den resp. die propagatorischen in Form eines diffusen Netzes, das früher sogenannte Chromidialnetz (s. o.), zeigt (R. HERTWIG, SCHAUDINN). Fig. 46 zeigt die beiden Kerne eines Infusoriums, Fig. 47, die Trennung der beiden Kerne während der Teilung der *Dytiscus*-Ovocyten in Ei und Nährzelle (GIARDINA), Fig. 48 das Verhalten, das in einer Spermatide auftreten kann. Fig. 49 illustriert die heteropole Teilung des Kerns des Ookineten von *Trypanosoma*, die Zerlegung des Amphinucleus in seine beiden Bestandteile, Fig. 50 das Verhalten im ausgebildeten *Trypanosoma* (SCHAUDINN, PROWAZEK), Fig 51 endlich gibt die Verhältnisse von einer Gregarine (*Stylorhynchus*) nach LÉGER wieder. Im untern der encystierten Tiere sind ruhende Kerne angenommen, im obern die Differenzen bei der Teilung der beiden Kernarten angedeutet.

Die zweite Reihe (Fig. 52—58) enthält Beispiele von gemischten Kernen mit mehr oder weniger deutlicher Manifestation der beiden Kernarten. Fig. 52 ist der Ookinet von *Trypanosoma* mit Amphinucleus, beide Bestandteile sind innerhalb dieses deutlich gesondert (SCHAUDINN). In der in Vorreife begriffenen Eizelle Fig. 53 ist die Sonderung innerhalb des gemischten Kerns durch Auftreten von Idiochromatin und Trophochromatin zu erkennen (LUBOSCH). Fig. 54 gibt eine ruhende Drüsenzelle wieder, in deren Amphinucleus die beiden Bestandteile morphologisch nicht mit Sicherheit nachweisbar sind. (Höchstens unzuverlässige tinktorielle Unterschiede.) Fig. 55 zeigt, wie bei einer Gregarine (*Stylorhynchus*) außer dem gemischten

Kern somatische Kernteile ins Plasma gelangen. Dasselbe zeigt Fig. 56 bei einer funktionierenden Drüsenzelle, deren somatischer Kern in verschiedener Form zum größern Teil im Plasma isoliert auftritt. Auch Fig. 57 gibt Entsprechendes von einer in Dotterbildung begriffenen Eizelle wieder, in der Teile des somatischen Kerns unter verschiedener Form im Plasma auftreten, und auch Fig. 58 zeigt das prinzipiell Gleiche bei einer Ganglienzelle, deren somatischer Kern zum größern Teil hier als Apparato reticolare dem Plasma eingelagert ist.

Die unterste Reihe erläutert sodann Zellen, die nur eine Kernart besitzt. Fig. 59 zwei Furchungszellen von *Ascaris*, deren untere den propagatorischen Kern durch Diminution verloren hat (Boveri), Fig. 60 stellt eine Muskelzelle von *Ascaris* dar, deren somatischer Kern in der Doppelform von Kern und Chromidialapparat auftritt, Fig. 61 eine Muskelzelle des Appendicularienschwanzes mit rein somatischem Kern in Form eines Chromidialnetzes, Fig. 62 endlich eine Eizelle in Reifungsteilung mit rein propagatorischem Kern.

Die vorausgegangenen Ausführungen sind vielleicht etwas kurz und aphoristisch ausgefallen. Es ließe sich ja in der Tat noch Vieles heranziehen, was im gleichen Zusammenhang beleuchtet werden kann; doch fürchten wir damit die Grenzen der durch die hier mitgeteilten Tatsachen gebotenen allgemeinern Überlegungen zu überschreiten. Weitere Forschungen werden, glaube ich, weiteres Material in der angedeuteten Richtung bringen, und es wird sich auch zeigen, daß die pflanzliche Zelle unter denselben Gesichtspunkten zu betrachten ist, wofür schon mancherlei Andeutungen vorliegen. Weitere Fragen werden sich auf Grund von Schaudinn's Entdeckung der Übereinstimmung der Chromosomenzahl in Soma- und Geschlechtskern und der Doppelbefruchtung der Trypanosomen ergeben. Schon liegen Andeutungen von noch ungeahnten Komplikationen auch in der Metazoenzelle vor (Platner, Benda), und ich glaube, daß wir in der Cytologie noch auf mancherlei Überraschungen vorbereitet sein dürfen.

München, Mai 1904.

Literaturverzeichnis.

ANCEL, P. (1903), Histogénèse et structure de la glande hermaphrodite d'Helix pomatia, in: Arch. Biol., V. 19.

APÁTHY, ST. (1893), Über die Muskelfasern von Ascaris etc., in: Z. wiss. Mikrosk., V. 10.

— (1894), Das leitende Element in den Muskelfasern von Ascaris, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 43.

— (1897), Das leitende Element des Nervensystems usw., in: Mitt. Zool. Stat. Neapel, V. 12.

BALLOWITZ, E. (1900 a), Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner großen Zellsphären, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 56.

— (1900 b), Eine Bemerkung zu dem von GOLGI und seinen Schülern beschriebenen „Apparato reticolare interno" der Ganglien- und Drüsenzellen, in: Anat. Anz., V. 18.

BENDA, C. (1897), Neuere Mitteilungen über die Histogenese der Säugetierspermatozoen, in: Verh. physiol. Ges. Berlin.

— (1898), Über die Spermatogenese der Vertebraten und höheren Evertebraten, ibid.

— (1903), Die Mitochondria, in: Ergebn. Anat. Entw., V. 12, 1902.

BERNDT, A. (1902), Beitrag zur Kenntnis der im Darm der Larve von Tenebrio molitor lebenden Gregarinen, in: Arch. Protistenk., V. 1.

BLOCHMANN, F. (1884), Über eine Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen, in: Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg.

BORN, G. (1894), Die Struktur des Keimbläschen im Ovarialei von Triton taeniatus, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 43.

Bouin, M. et P. (1898), Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées, in: Bibliogr. anat.

— (1899), Développement de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées, in: Arch. anat. microsc., V. 2.

Boveri, Th. (1888), Zellenstudien, Heft II. Jena.

— (1899), Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse, in: Festschr. C. v. Kupffer, Jena.

— (1904), Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

Browicz (1902), Meine Ansichten über den Bau der Leberzelle, in: Arch. path. Anat., V. 168.

Bütschli, O. (1871), Nähere Mitteilungen über die Entwicklung und den Bau der Samenfäden der Insekten, in: Z. wiss. Zool., V. 21.

— (1874), Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Nematoden, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 10.

— (1876), Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt a. M., V. 10.

— (1892), Über den feinern Bau der contractilen Substanz der Muskelzellen von Ascaris, in: Festschr. R. Leuckart, Leipzig.

Calkins, G. N. (1895), Observations on the yolk-nucleus in the egg of Lumbricus, in: Trans. New-York Acad. Sc.

Carus, V. (1850), Über die Entwicklung des Spinneneies, in: Z. wiss. Zool., V. 2.

Caullery et Mesnil (1903), Sur la structure nucléaire d'un Infusoire parasite des Actinies, in: CR. Soc. Biol. Paris.

Crampton, H. E. (1899), Studies upon the early history of the Ascidian egg, in: Journ. Morphol., V. 15 (Suppl.).

Cresi, G. V. (1903), Trophospongium e canalini di Holmgren nelle cellule luteiniche dei mammiferi, in: Anat. Anz., V. 24.

v. Davidoff, M. (1890), Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Distaplia magnilarva della Valle, in: Mitt. zool. Stat. Neapel, V. 9.

Eberth u. Müller (1892), Untersuchungen über das Pankreas, in: Z. wiss. Zool., V. 53 (Suppl.).

Ehlers, O. (1899), Zur Kenntnis der Anatomie und Biologie von Oxyuris curvula, in: Arch. Naturgesch.

Floderus, M. (1896), Über die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien, in: Z. wiss. Zool., V. 61.

FOETTINGER, A. (1881), Recherches sur quelques Infusoires nouveaux parasites des Céphalopodes, in: Arch. Biol., V. 2.

FOL, H. (1883), Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers, in: Rec. zool. suisse, V. 1.

— (1896), Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. Leipzig.

FRENZEL, E. (1891), Der Mechanismus der Secretion, in: Ctrbl. Physiol.

FUCHS, H. (1902), Über das Epithel im Nebenhoden der Maus, in: Anat. Hefte, V. 17.

FÜRST, M. C. (1902), Ringe, Ringreihen, Fäden und Knäuel in den Kopf- und Spinalganglienzellen beim Lachse, ibid., V. 19.

FUNCKE, R. (1900), Über das Verhalten der Heptylaminseifen gegen Wasser. Inaug.-Diss. Heidelberg.

GALEOTTI, G. (1897), Beitrag zur Kenntnis der Secretionserscheinungen in den Epithelzellen der Schilddrüse, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 48.

GARNIER, CH. (1897), Les filaments basaux des cellules glandulaires, in: Bibliogr. anat.

— (1900), Contribution à l'étude de la structure et du fonctionnement des cellules glandulaires séreuses, in: Journ. Anat. Physiol.

GAULE (1880), Über Würmchen, welche aus Froschblutkörperchen auswandern, in: Arch. Anat. Phys.

— (1881a), Die Beziehungen der Cytozoen zu den Zellkernen, ibid.

— (1881b), Kerne, Nebenkerne und Cytozoen, in: Ctrbl. med. Wiss.

GIARDINA, A. (1901), Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus, in: Intern. Monatssch. Anat. Physiol.

GILSON, G. et J. PANTEL (1894), Sur quelques cellules musculaires de l'Ascaris, in: Anat. Anz., V. 9.

GOLDSCHMIDT, R. (1902), Untersuchungen über Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum, in: Z. wiss. Zool. V. 71.

— (1903), Histologische Untersuchungen an Nematoden, I, in: Zool. Jahrb., V. 18, Anat.

— (1904a), Über die sogenannten radiärgesteiften Ganglienzellen von Ascaris, in: Biol. Ctrbl., V. 24.

— (1904b), Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen, ibid., V. 24.

GOLGI, C. (1898), Appunti intorno alla struttura delle cellule nervose, in: Rendic. Ist. Lombard. Sc. Lett., V. 31.

— (1899), De nouveau sur la structure des cellules nerveuses des ganglions spinaux, in: Arch. ital. Biol., V. 31.

GUENTHER, K. (1903), Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung, in: Zool. Jahrb., V. 19, Anat.

HAECKER, V. (1899), Praxis und Theorie der Zellen und Befruchtungslehre, Jena.

HAMANN, O. (1895), Die Nemathelminthen, Heft 2, Jena.

HAMMAR, I. A. (1897), Über Secretionserscheinungen im Nebenhoden des Hundes, zugleich ein Beitrag zur Physiologie des Zellkerns, in: Arch. Anat. Physiol. (Anat.), 1897, Suppl.

HARTMANN, M. (1902), Studien am thierischen Ei, I, in: Zool. Jahrb., V. 15, Anat.

HEIDENHAIN, M. (1900), Über die Centralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archiplasmaschleifen, in: Anat. Anz., V. 18.

HEIDENHAIN, R. (1868), Beiträge zur Lehre von der Speichelabsonderung, in: Stud. physiol. Inst. Breslau, Heft 4.

HENKING, H. (1891), Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten, II, in: Z. wiss. Zool., V. 51.

HENNEGUY, F. (1896), Leçons sur la cellule, Paris.

HENRY, A. (1900), Etude histologique de la fonction sécrétoire de l'épididyme chez les vertébrés supérieurs, in: Arch. anat. microsc., V. 3.

HENSCHEN, F. (1903), Zur Struktur der Eizellen gewisser Crustaceen und Arthropoden, in: Anat. Anz., V. 24.

HERMANN, F. (1891), Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 37.

— (1897), Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese, ibid., V. 50.

HERRICK, C. L. u. G. E. COGHILL (1898), The somatic equilibrium and the nerve-endings in the skin, in: Journ. comp. Neurol., V. 8.

HERTWIG, R. (1898), Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung bei Actinosphaerium eichhorni, in: Abh. bayr. Akad. Wiss., V. 19.

— (1899 a), Was veranlaßt die Befruchtung bei Protozoen? in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, V. 15.

— (1899 b), Über Encystierung und Kernvermehrung bei Arcella vulgaris, in: Festschr. C. v. KUPFFER, Jena.

— (1902), Die Protozoen und die Zelltheorie, in: Arch. Protistenk., V. 1.

— (1903 a), Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Be-

deutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle, in: Biol. Ctrbl., V. 23.

HERTWIG, R. (1903b), Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma, München.

— (1904), Über physiologische Degeneration bei Actinosphaerium eichhorni, in: Festschr. E. HAECKEL, Jena.

HESSE, R. (1892), Über das Nervensystem von Ascaris megalocephala, in: Z. wiss. Zool., V. 54.

HOFFMANN, R. W. (1902), Über die Ernährung der Embryonen von Nassa mutabilis, ibid., V. 72.

HOLMGREN, E. (1900a), Studien in der feinern Anatomie der Nervenzellen, I, in: Anat. Hefte, V. 15.

— (1900b), Von den Ovocyten der Katze, in: Anat. Anz., V. 18.

— (1901), Beiträge zur Morphologie der Zelle, I. Nervenzellen, in: Anat. Hefte, V. 18.

— (1902), Neue Beiträge zur Morphologie der Zelle, in: Ergebn. Anat. Entw., V. 11, 1901.

— (1903), Über die Trophospongien der Nebenhodenzellen und der Lebergangzellen von Helix pomatia, in: Anat. Anz., V. 22.

HOLMGREN, N. (1902), Über die morphologische Bedeutung des Chitins bei den Insekten, ibid., V. 21.

HUIE, L. (1897), Changes in the cell-organs of Drosera produced by feeding with egg-albumen, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 39.

JÄGERSKIÖLD, L. A. (1894), Beiträge zur Kenntnis der Nematoden, in: Zool. Jahrb., V. 7, Anat.

JORDAN, E. O. (1893), The habits and development of the newt (Diemyctilus viridescens), in: Journ. Morphol., V. 8.

KOPSCH, F. (1902), Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und andern Körperzellen mittels Osmiumsäure, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, V. 40.

KORSCHELT, E. (1889), Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns, in: Zool. Jahrb., V. 4, Anat.

— (1896), Über die Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 47.

KORSCHELT und HEIDER (1902), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allg. Teil I.

KÜHNE, W. u. SH. LEA (1876), Über die Absonderung des Pankreas, in: Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg.

LAGUESSE, E. (1899), Corpuscules paranucléaires (parasomes), filaments basaux et zymogène dans les cellules sécrétantes, in: Cinquant. Soc. Biol. Paris.

LAUNOY, L. (1903), Contribution à l'étude des phénomènes nucléaires de la sécrétion, in: Ann. Sc. nat., V. 18.

v. LA VALETTE ST. GEORGE (1867), Über die Genese der Samenkörper, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 3.

LÉGER, L. (1904), La réproduction sexuée chez les Stylorhynchus, in: Arch. Protistenk., V. 3.

LEUCKART, R. (1873—76), Die Parasiten des Menschen, 1. Aufl.

LEYDIG, F. (1885), Die Zelle und die Gewebe, Bonn.

— (1888), Beiträge zur Kenntnis des tierischen Eies im unbefruchteten Zustande, in: Zool. Jahrb., V. 3, Anat.

LOOSS, A. (1896), Über den Bau des Oesophagus bei einigen Ascariden, in: Ctrbl. Bakt., V. 19.

— (1901), The Sclerostomidae of horses and donkeys in Egypt, in: Rec. Egypt. Govern. School Med. Cairo.

LUBOSCH, W. (1902), Über die Eireifung der Metazoen etc., in: Ergebn. Anat. Entw., V. 11, 1901.

LUKJANOW, L. M. (1888), Über eine eigentümliche Form des Kernkörperchens, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 32.

MARENGHI, G. (1903), Alcune particolarità di struttura e di innervazione della cute dell' Ammocoetes branchialis, in: Z. wiss. Zool., V. 75.

MARTINELLI (1899), Sur les altérations des cellules hépatiques dans le diabète expérimental, in: Arch. ital. Biol., V. 31.

MATHEWS, A. M. (1899), The changes in structure of the pancreas cell, in: Journ. Morphol., V. 15, Suppl.

METZNER, R. (1894), Beiträge zur Granulalehre, I, in: Arch. Anat. Physiol. (Physiol.).

MEVES, F. (1900), Über den von LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 56.

— (1902 a), Struktur und Histogenese der Spermien, in: Ergebn. Anat. Entw., V. 11, 1901.

— (1902 b), Über oligopyrene und apyrene Spermien und ihre Entstehung, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 61.

MONTGOMERY, TH. H. (1899), Comparative cytological studies, with especial regard to the morphology of the nucleolus, in: Journ. Morphol., V. 15.

NEGRI (1899), Di una fine particolarità di struttura delle cellule di alcune ghiandole dei mammiferi, in: Bull. Soc. med. chir. Pavia.

NUSSBAUM, M. (1877—79), Über den Bau und die Thätigkeit der Drüsen, 3. Mitt., in: Arch. mikrosk. Anat., V. 13, 15, 16.

OGATA, M. (1883), Die Veränderung der Pankreaszellen bei der Secretion, in: Arch. Anat. Physiol. (Phys.).

PENSA (1899), Supra una fine particolarità di struttura di alcune cellule delle capsule soprarenali, in: Bull. Soc. med. chir. Pavia.

— (1901), Osservazioni sulla struttura delle cellule cartilaginee, ibid.

PETER, K. (1898), Die Bedeutung der Nährzellen im Hoden, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 53.

PEWSNER-NEUFELD, R. (1903), Über die Saftkanälchen in den Ganglienzellen des Rückenmarks und ihre Beziehung zum pericellulären Saftlückensystem, in: Anat. Anz., V. 23.

PLATNER, G. (1886), Über die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kernteilung, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 26.

— (1889), Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. IV, ibid., V. 33.

PRENANT, A. (1899), Sur le protoplasma supérieur, in: Journ. Anat. Physiol.

v. PROWAZEK, S. (1904 a), Die Entwicklung von Herpetomonas, in: Arb. Kais. Gesundheitsamt, V. 20.

— (1904 b), Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten, ibid., V. 21.

REGAUD, C. (1902), Sur les variations de chromaticité des noyaux dans les cellules à fonction sécrétoire, in: CR. Soc. Biol. Paris.

RETZIUS, G. (1901), Über Kanälchenbildungen in den Riesenzellen des Knochenmarks, in: Verh. Anat. Ges. 1901.

ROHDE, E. (1892), Muskel und Nerv, I. Ascaris, in: Zool. Beitr., V. 3.

— (1903, 1904), Untersuchungen über den Bau der Zelle, I u. III, in: Z. wiss. Zool., V. 75, 76.

SALENSKY, W. (1903), Etudes anatomiques sur les Appendiculaires, I, in: Mém. Acad. St. Pétersbourg, V. 13.

SCHAUDINN, F. (1903), Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden, in: Arb. Kais. Gesundheitsamt, V. 19.

— (1904), Generations- und Wirtswechsel bei Trypanosoma und Spirochaete, ibid., V. 20.

SCHIMMELPFENNIG, G. (1903), Über Ascaris megalocephala. Beiträge zur Biologie und Physiologie derselben, in: Arch. wiss. prakt. Tierheilk., V. 29, 1903.

SCHNEIDER, A. (1866), Monographie der Nematoden, Berlin.

SCHNEIDER, K. C. (1902), Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena.

SCHOCKAERT, R. (1901, 1902), L'ovogénèse chez le Thysanozoon Brocchi, in: Cellule, V. 18, 20.

SCHUBERG, A. (1903), Untersuchungen über Zellverbindungen, I, in: Z. wiss. Zool., V. 74.

SEELIGER, O. (1900), Einige Bemerkungen über den Bau des Ruderschwanzes der Appendicularien, ibid., V. 67.

SOLGER, B. (1896), Über den feinern Bau der Glandula submaxillaris des Menschen, in: Festschr. C. GEGENBAUR, Jena.

STUDNICKA, F. K. (1899), Über Flimmer- und Cuticularzellen, in: SB. böhm. Ges. Wiss., V. 35.

SUTTON, W. S. (1900), The spermatogonial divisions in Brachystola magna, in: Bull. Univ. Kansas, V. 1.

— (1902), On the morphology of the chromosome-group in Brachystola magna, in: Biol. Bull., V. 4.

VAN BAMBEKE, CH. (1893), Contributions à l'histoire de la constitution de l'œuf, in: Arch. Biol., V. 13.

— (1897), Recherches sur l'oocyte de Pholcus phalangoides, ibid., V. 15.

VAN BÖMMEL, A. (1895), Über Cuticularbildungen bei einigen Nematoden, in: Arb. zool. Inst. Würzburg, V. 10.

VAN DER STRICHT, O. (1898), La formation des globules polaires etc. chez Thysanozoon Brocchi, in: Arch. Biol., V. 15.

— (1902), Les „pseudochromosomes" dans l'oocyte des Chauvesouris, in: CR. Assoc. Anat. 1902.

VAN GEHUCHTEN, A. (1893), Contribution à l'étude du mécanisme de l'excrétion cellulaire, in: Cellule, V. 9.

VEJDOVSKY, F. u. A. MRÁZEK (1903), Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 62.

VERATTI, E. (1902), Ricerche sulla fine struttura della fibra muscolare striata, in: Mem. Ist. Lombard., V. 19.

VER EECKE (1893), Modifications de la cellule pancréatique pendant l'activité sécrétoire, in: Arch. Biol., V. 13.

VIGNON, P. (1901), Recherches de cytologie générale sur les épithéliums, in: Arch. zool. exp. (3), V. 9.

VOLTZENLOGEL, E. (1902), Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau des Hinterendes von Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides, in: Zool. Jahrb., V. 16, Anat.

WALDEYER, W. (1901—1903), Die Geschlechtszellen, in: O. HERTWIG, Handb. d. vergl. exp. Entwicklgesch. Wirbelt.

WARREN, E. (1903), On the anatomy and development of Distomum cirrigerum v. BAER, in: Quart. Journ. microsc. Sc., V. 47.

WEINLAND, E. (1901), Über Kohlehydratzersetzung ohne Sauerstoff-

aufnahme bei Ascaris, ein tierischer Gärungsprozeß, in: Ztschr. Biol. V. 42.

WILSON, E. B. (1900), The cell in development and inheritance. 2. edit.

v. WINIWARTER, H. (1900), Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères, in: Arch. Biol., V. 17.

ZUR STRASSEN, O. L. (1904), Anthraconema, eine neue Gattung freilebender Nematoden, in: Zool. Jahrb., Suppl. 7 (Festschr. A. WEISMANN).

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind nach den Präparaten mit dem ABBE'schen Zeichenapparat auf halbe Objekttischhöhe entworfen. Die Farben der Abbildungen entsprechen nicht genau im Ton, aber in der Intensität denen des Präparats. Tubuslänge, wenn nicht anders bemerkt, 130 mm.

Tafel 1.

Fig. 1. *Ascaris lumbricoides.* Querschnitt durch den Oesophagus, etwas schief geschnitten, so daß nur ein Flächenkern getroffen ist. Der Schnitt soll die Verteilung der Chromidialfäden im Organ demonstrieren. *dr* Dorsale Drüsenzelle. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Obj. 5. Oc. 2.

Fig. 2. *A. lumbr.* Stück eines Tangentialschnitts durch den Oesophagus, der das Verhältnis von kontraktiler Substanz und Chromidialapparat zeigt. Die Muskelsäulen *Sa* sind quer getroffen, in ihnen die schwarzen Querschnitte der Myofibrillen. Bei *a* Eintritt eines Chromidialstranges in eine Muskelsäule. Um den großen Kern die concentrisch-geschichtete Plasmazone. *la* Lacune. APÁTHY's Nachvergoldung. ZEISS' Hom. Imm. $^1/_{18}$. Oc. 0.

Fig. 3. *A. lumbr.* Umgebung des Kerns einer Flächenzelle des Oesophagus. Der Kern liegt in einer dicht von verschlungenen Chromidialfäden erfüllten Plasmazone *n*. Links ein Muskelfibrillenbündel mit dicken Chromidialsträngen. Das markbeutelartige Vorspringen des kernhaltenden Plasma hat keine Bedeutung, wird durch eine Lacune hervorgerufen, in die jener Teil hineinhängt. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Hom. Imm. $^1/_{18}$. Oc. 2.

Fig. 4. *A. lumbr.* Kern einer Oesophagusflächenzelle mit umgebendem wabigen Plasma. Die ebenfalls wabige, concentrisch geschichtete Zone buchtet durch ein linsenförmiges Polster *li* den Kern ein. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Hom. Imm. $^1/_{18}$. Oc. 3.

Fig. 5. *A. megalocephala.* Stück aus dem Oesophagus mit reichlicher

Ausbildung der Chromidialfäden um den Kern. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 6. *A. lumbr.* Partie aus dem Plasma einer großen Muskelzelle des Vorderendes. Neubildung von Chromidialfäden durch eine Art von Knospung; *x*, *y*, *z* verschiedene Stadien hiervon. *a* Die das Plasma erfüllenden Stoffwechselkörnchen, *k* die nur in der Nähe des Kerns befindlichen großen geschwärzten Kugeln. APÁTHY's Nachvergoldung. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 7. *A. lumbr.* Stück eines Querschnitts der Subcuticula. Neben einem Kern liegen die Querschnitte der schlauchförmigen Stützfibrillen. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Hom. Imm. $^1/_{18}$. Oc. 1.

Fig. 8. *A. lumbr.* Verschiedenartiges Aussehen der Chromidialfäden in Oesophaguszellen. *a* Stark verschlungener mittelstarker Faden, *b* besonders zarte Faser, *c* Degenerationszustände, körniger Zerfall der Fäden, *d* Aufsplitterung eines dicken Stranges, *e* die häufig auftretende Doppelkeulenform, *f* Abgang eines zarten Fadens von einem dickern, der die vakuolisierte Struktur erkennen läßt. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Hom. Imm. $^1/_{18}$. Oc. 1.

Fig. 9. *A. lumbr.* Teil einer Oesophaguszelle; die Verschlingungen starker Chromidialfäden zwischen den radiären Muskelbündeln. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 10. *A. lumbr.* Eine Kantenzelle im Querschnitt, um die Stützfaserplatten zu zeigen. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Hom. Imm. $^1/_{18}$. Oc. 1.

Tafel 2.

Fig. 11. *A. lumbr.* Umgebung eines Flächenzellkerns mit dichten ungleich starken Chromidialfäden. Der Kern ist peripher getroffen, wo der Vorsprung der concentrischen Zone ihn einbuchtet. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Hom. Imm. $^1/_{18}$. Oc. 0.

Fig. 12. *A. lumbr.* Umgebung eines Oesophaguskernes mit besonders reichlichen, sehr zarten, wenig gebogenen Chromidialfäden. Besondere Form des Nucleolus. *la* Lacune. Iodgrün-Fuchsin n. ZIMMERMANN. ZEISS' Hom. Imm. $^1/_{18}$. Oc. 0.

Fig. 13a u. b. *A. megaloc.* Zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch die Umgebung eines Flächenkerns. Nur wenige und kurze Chromidialfäden, die sich nicht bis zwischen die Muskelbündel erstrecken. In *a* tritt bei 1 ein Faden dicht an die Kernmembran, auf der er eine Strecke weit verläuft. Oben in der Kernmembran eine Anzahl feiner chromatischer Kügelchen, wahrscheinlich im Begriff aus dem Kern auszuscheiden. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 14. *A. megaloc.* Umgebung eines Oesophagusflächenkerns. Die wenig zahlreichen Chromidialfäden sämtlich in Zerfall begriffen. *ne* Nervenfaser. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 15 a u. b. *A. megaloc.* Zwei dieser Degenerationsbilder stärker vergrößert. In *a* unregelmäßiger Kontur des Stranges, diffuse Chromatinbröckchen. In *b* starke Vacuolisation, Zerfließen in das umgebende Plasma. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 8.

Fig. 16. *A. lumbr.* Querschnitt durch einen Teil einer ventralen Muskelzelle des männlichen Hinterendes. Die kontraktile Rinde *R* ist nur angedeutet. Im Plasma in der Umgebung des Kerns die gewundenen Chromidialfäden, die zum Teil an die Kernmembran herantreten. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 17 a u. b. *A. lumbr.* Desgl. von der hintersten Schwanzspitze. Die Chromidialfäden meist in der Längsrichtung verlaufend, daher im Querschnitt als Punkte erscheinend. Sie sind besonders dicht der Kernmembran aufgelagert. *b* zeigt den Kern in dem auf *a* folgenden Schnitt; der Kern nur bei tiefer Einstellung sichtbar, auf seiner Oberfläche die Schleifen der Chromidialfäden. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 18. *A. lumbr.* Querschnitt durch den bandförmigen Exsertor des Spiculums auf der Höhe des Kerns. Chromidialfäden meist längs verlaufend, daher hauptsächlich quer getroffen. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Tafel 3.

Fig. 19. *A. lumbr.* Stück eines Längsdurchschnitts durch einen Spicularetractor. Kontraktile Rinde *R* nur angedeutet. Im Kern eine traubige Chromatinmasse. Oben eine Chromatinkugel im Begriff auszutreten. In dem lamellösen Plasma finden sich ähnliche Kugeln *chr.* Bei *chr*[1] liegen drei solcher Kugeln durch einen chromatischen Strang miteinander verbunden. Die Chromidialfäden erfüllen das Plasma, liegen meist in Form einzelner Knäuel oder Inseln *i*. Einzelne Fäden *k* erscheinen gekörnt. DELAFIELD. Hämatoxylin-Eosin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 20. *A. lumbr.* Teil eines Schnitts durch die Dilatatorzelle des Chylusdarms. Kern und Chromidialapparat sind bei starker Vergrößerung genau wiedergegeben. *a, b, c, d, e, f, g* verschiedene Ausbildungsformen der Stränge. Strang *g* tritt an die Kernmembran, an der gleichen Stelle setzt im Innern des Kerns ein Faden *st* an. *fi* Stützfibrillen. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 8.

Fig. 21, 22. *A. lumbr.* Kerne von transversalen Bursalmuskelzellen, die keinen Chromidialapparat zeigten. Austritt chromatischer Körper ins Sarkoplasma. DELAFIELD. Hämatoxylin-Eosin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 23. *A. lumbr.* Stück aus der verschmälerten ventralen Partie einer Dilatatorzelle mit excessiv entwickelten Chromidialfäden. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 24. *A. lumbr.* Der Markbeutelteil einer Dilatatorzelle mit dem Kern, einigen der kontraktilen Fortsätze *a* und dem Chromidialapparat. Übersichtsbild. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Obj. 8, Oc. 2.

Fig. 25. *A. lumbr.* Partie um den Kern einer Dilatatorzelle mit unregelmäßig konturierten, blasig aufgetriebenen Chromidialsträngen. Dazwischen große, blasser färbbare Brocken br. DELAFIELD. Hämatoxylin-Eosin. ZEISS' Hom. Imm. $^1/_{18}$. Oc. 1.

Fig. 26. *A. lumbr.* Stück des Chromidialstrangs *a* der Fig. 20 bei starker Vergrößerung. Reiche Vacuolisation; Einlagerung chromatischer Körner in eine Grundsubstanz. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Apochr. Imm. 1,5 mm. Comp. Oc. 12.

Fig. 27. *A. lumbr.* Degenerationsbild eines Chromidialstrangs aus einer Dilatatorzelle. Das Chromatin zu einzelnen segmentartig hintereinander gereihten Brocken angesammelt, die einer blassen Grundsubstanz eingelagert sind. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Apochr. Imm. 1,5 mm. Comp. Oc. 12.

Fig. 28. *A. lumbr.* Übersichtsbild einer Muskelzelle des männlichen Hinterendes, Levator der Schwanzspitze, im Längsschnitt. Chromidialfäden vorwiegend in der Kontraktionsrichtung verlaufend. DELAFIELD. Hämatoxylin-Eosin. LEITZ' Obj. 8, Oc. 2.

Tafel 4.

Fig. 29. *A. lumbr.* Querschnitt durch einen Spicularetractor nach einstündigem Tetanisieren. Die Chromidialfäden in mächtiger Ausbildung, teilweise auch zwischen die kontraktile Rinde *R* eindringend. In letzterer Züge chromatischer Körnchen *cr*. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 30. *A. lumbr.* *a*, *b*, *c*, *d* Verschiedene Zerfallszustände der Chromidialstränge aus verschiedenen Muskelzellen des männlichen Hinterendes nach erschöpfender 26stündiger Muskeltätigkeit infolge Alkoholreizung. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 31. *A. lumbr.* Partie um den Kern der Dilatatorzelle nach 1stündigem Tetanus. Vermehrung der dünnen Fäden; die stärkern zeigen die segmentierte Degenerationsform wie sie in Fig. 27 genauer dargestellt wurde. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 32. *A. megaloc.* Darmepithelzellen; die großen stark gefärbten Brocken entsprechen wahrscheinlich den Chromidien. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 33. *A. lumbr.* Darmepithel aus dem hintersten Abschnitt des Mitteldarms. Eine Zelle in mitotischer Teilung. In sämtlichen Zellen der Chromidialapparat in Form anastomosierender Fäden; keine Nahrungskörper. *crb* Zone der Basalfilamente, *crd* dem Lumen zugekehrte chro-

matische Zone. Hämatoxylin-chroms. Kali. ZEISS' Hom. Imm. $^1/_{18}$. Oc. 1.

Fig. 34. *A. lumbr.* Flächenabschnitt durch das Darmepithel, die teilweise wandständige Lage der Chromidialfäden zeigend. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 8.

Fig. 35. *A. lumbr.* Wie 33 zeigt die vacuolisierte Struktur, der dem Lumen zugekehrten chromatischen Zone und ihre Verbindung mit dem Chromidialapparat. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Fig. 36. *A. lumbr.* Querschnitt durch 2 ventrale Muskelzellen des männlichen Hinterendes nach 1stündigem Tetanus. Starke Vermehrung des Chromidialapparats. Verd. DELAFIELD. Hämatoxylin. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 4.

Fig. 37. *A. lumbr.* In Verdauung begriffenes Darmepithel aus dem vordersten Teil des Mitteldarms. Nur eine Zelle ausgeführt, die andern zeigen die gleiche Struktur. Die Chromidialfäden vorwiegend wandständig. DELAFIELD. Hämatoxylin-Eosin. ZEISS' Hom. Imm. $^1/_{18}$. Oc. 0.

Fig. 38. *A. lumbr.* Stück einer dorsalen Enddarmdrüsenzelle. Kern mit gleichmäßig feinkörnigem Inhalt und größern Chromatinkugeln amöboid. Breite concentrisch geschichtete Zone. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Hom. Imm. $^1/_{12}$. Oc. 1.

Fig. 39. *A. lumbr.* Anschnitt einer lateralen Enddarmdrüsenzelle. Der Kern peripher getroffen. Im Zelleib dicke Chromidialstränge, die nach kurzem Verlauf durchschnitten sind. Die hellen Räume, in denen sie liegen, wohl durch Schrumpfung entstanden. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 2. Tubusl. 170 mm.

Fig. 40. *A. lumbr.* Ein Chromidialstrang der gleichen Zelle stärker vergrößert. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Hom. Imm. $^1/_{12}$. Comp. Oc. 4.

Tafel 5.

Fig. 41. *Holothyrus sp.* Schnitt durch ein älteres Ei einer Acaride; Präparat des Herrn Dr. THON. In dem vollständig mit feinen Körnchen erfüllten Plasma liegen stark gewundene Fäden, die sich mit Congorot gefärbt haben. Eisenhämatoxylin-Congorot. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 2.

Fig. 42. *A. megaloc.* 4 Zellen einer Eiröhre von 180 μ Durchmesser. In der Nähe des Kerns, zum Teil diesem anliegend, stark gefärbte körnige Fäden zu Netzen vereinigt (Chondromiten, Chromidien). Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 8.

Fig. 43. *A. lumbr.* Stück einer ruhenden lateralen Enddarmdrüsenzelle. Kern mit Kernsaft, schmale perinucleäre Zone, grobschaumiges faseriges Plasma. Bei *a* eine Alveole mit körnigem Inhalt stärker vergrößert. Hämatoxylin-chroms. Kali. LEITZ' Hom. Imm. $^1/_{12}$. Oc. 1.

Fig. 44. *Holothyrus sp.* Die in Fig. 41 mit *a* und *b* bezeichneten Fäden stärker vergrößert. Eisenhämatoxylin-Congorot. Leitz' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Tafel 6.

Fig. 45—62. Schematische Darstellung des Verhaltens von propagatorischem und somatischem Kern in verschiedenen Zellarten. Erklärung s. S. 84.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.

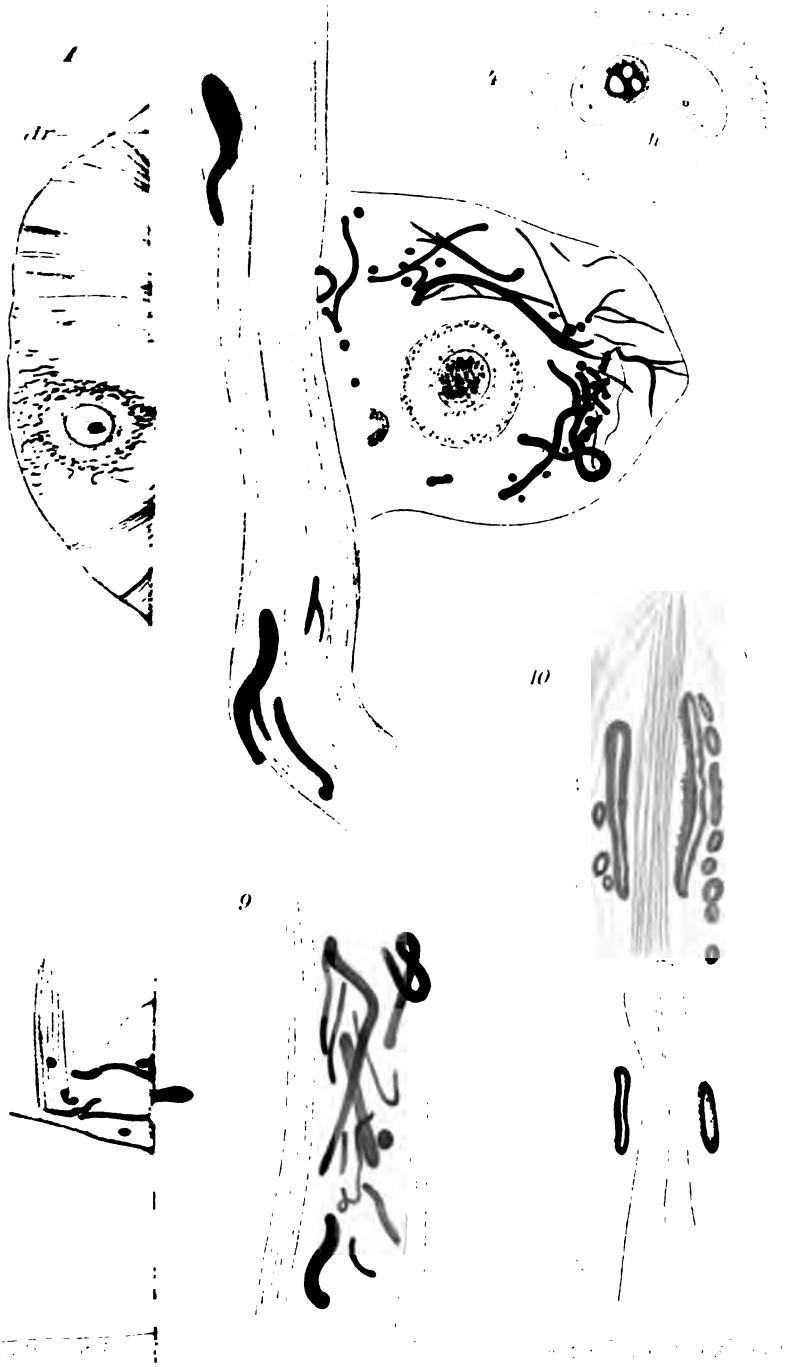
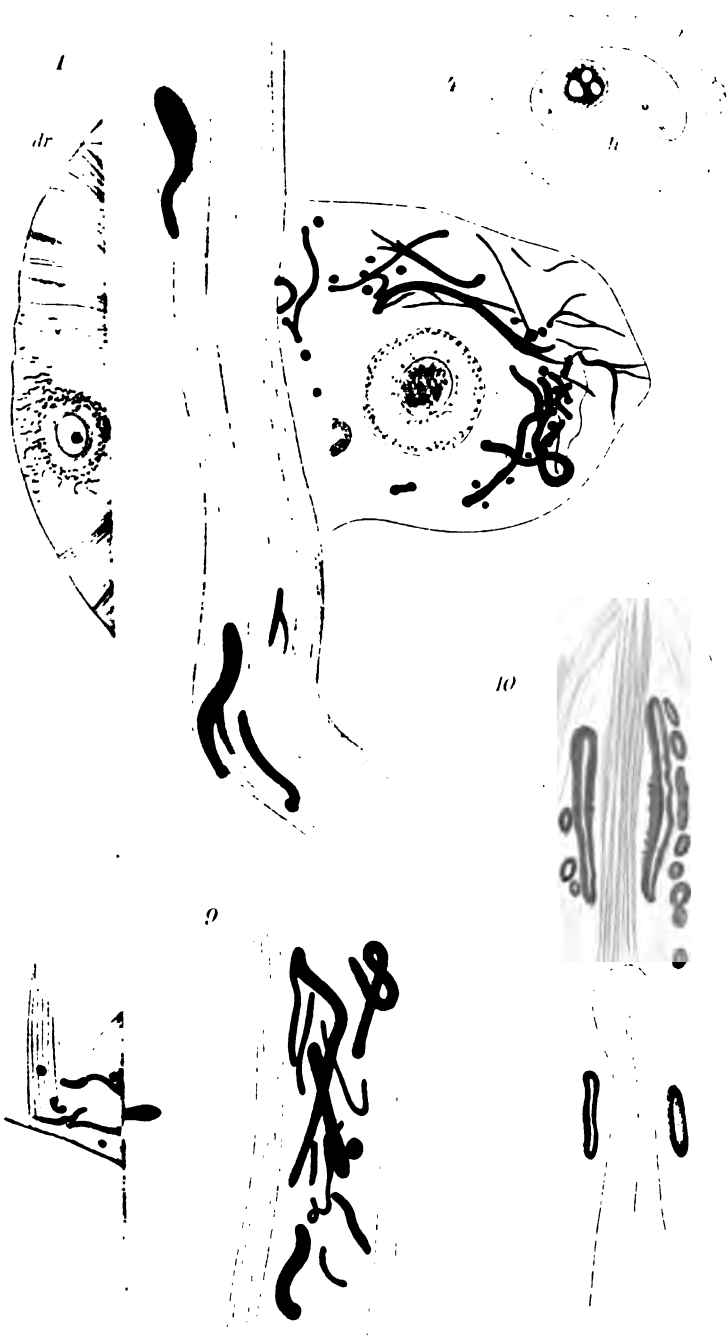

1
1r
2
b
10
9

Fig. 44. *Holothyrus sp.* Die in Fig. 41 mit *a* und *b* bezeichneten Fäden stärker vergrößert. Eisenhämatoxylin-Congorot. Leitz' Apochr. Imm. 2 mm. Comp. Oc. 6.

Tafel 6.

Fig. 45—62. Schematische Darstellung des Verhaltens von propagatorischem und somatischem Kern in verschiedenen Zellarten. Erklärung s. S. 84.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.


1
dr
7
h
10
9

11

15

a

b

14

R

a

17

b

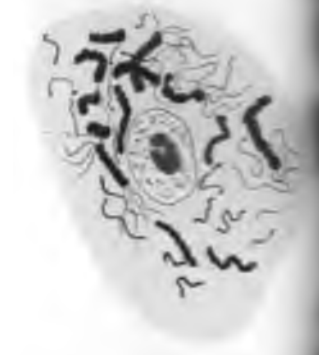
18

19
21
b
22
a
c
f
28
g
27

29

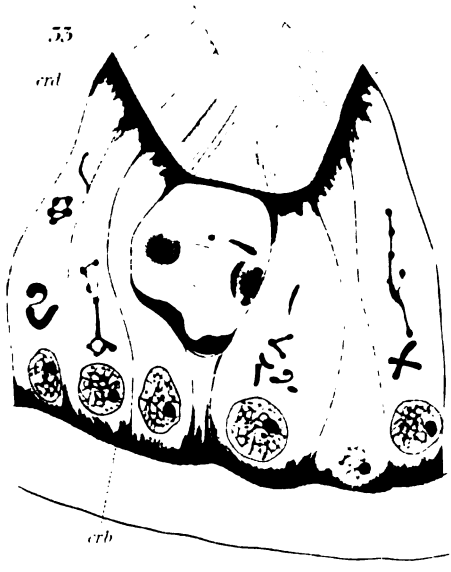
30

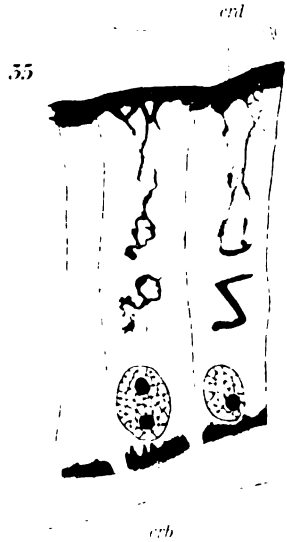
31

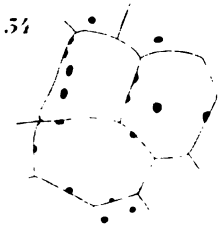


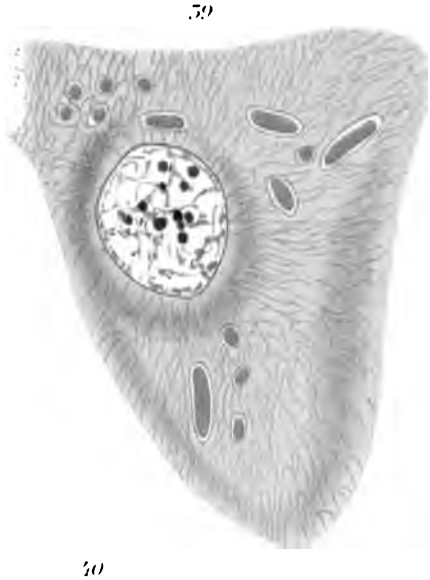
36

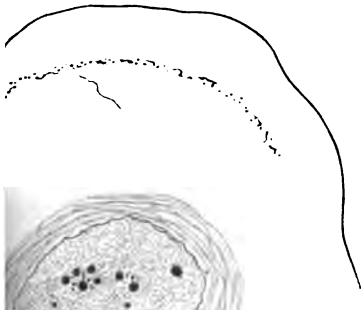
37

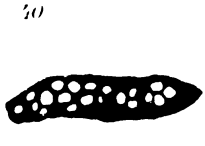

33
crd
crb

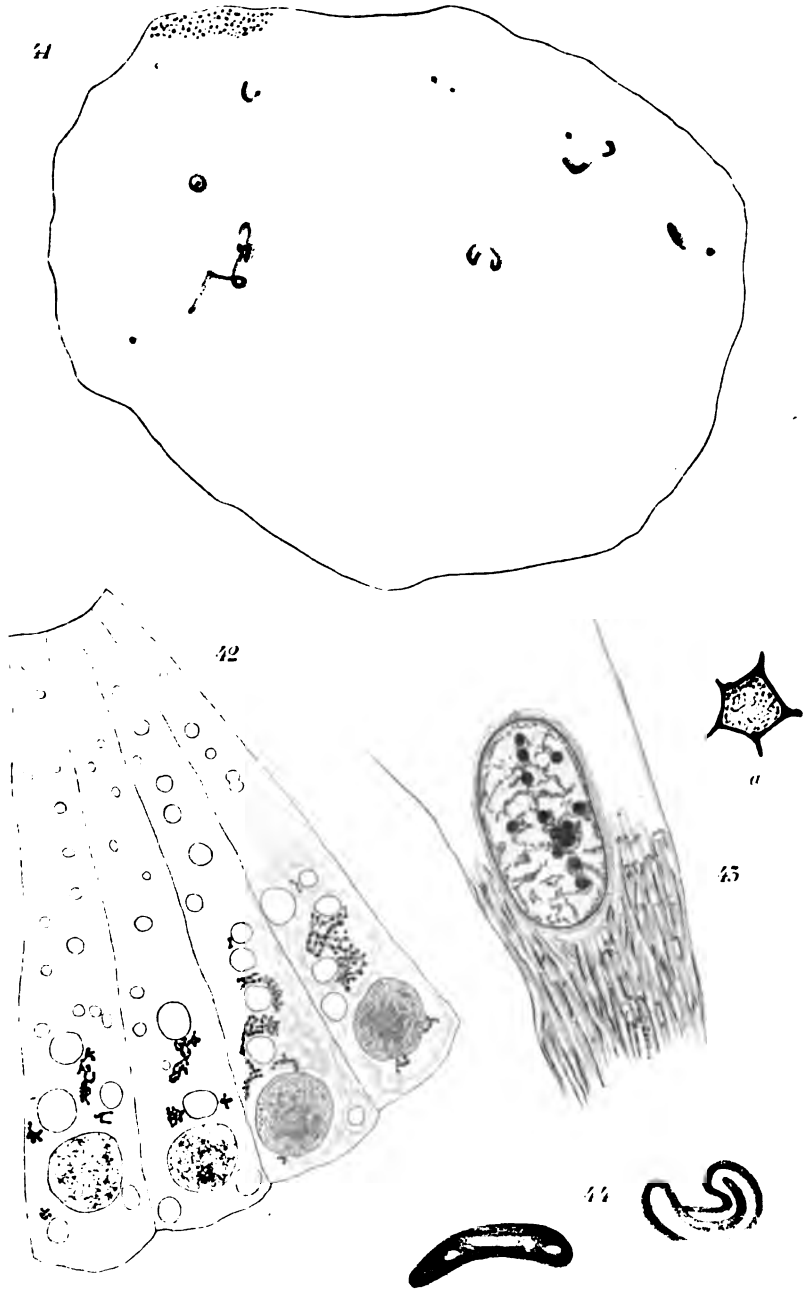

35
crd
crb

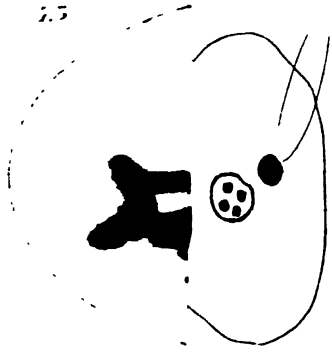

34

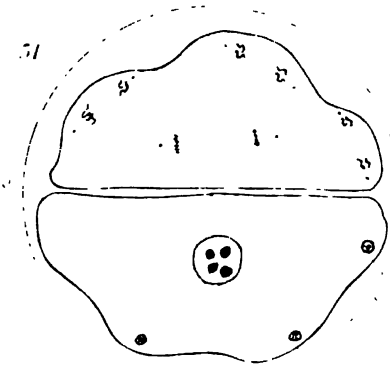

39

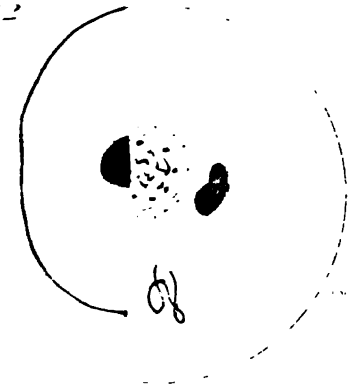


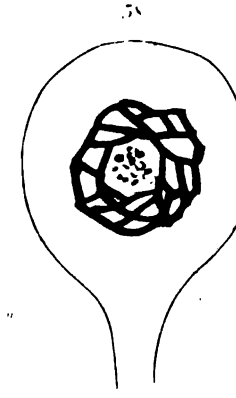

40

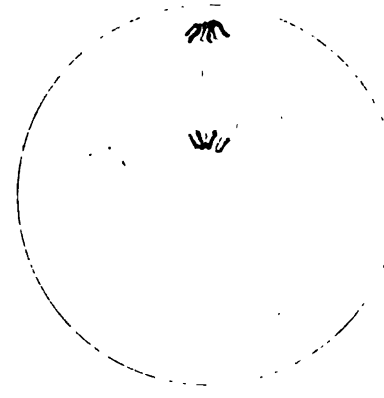

41
42
a
43
44

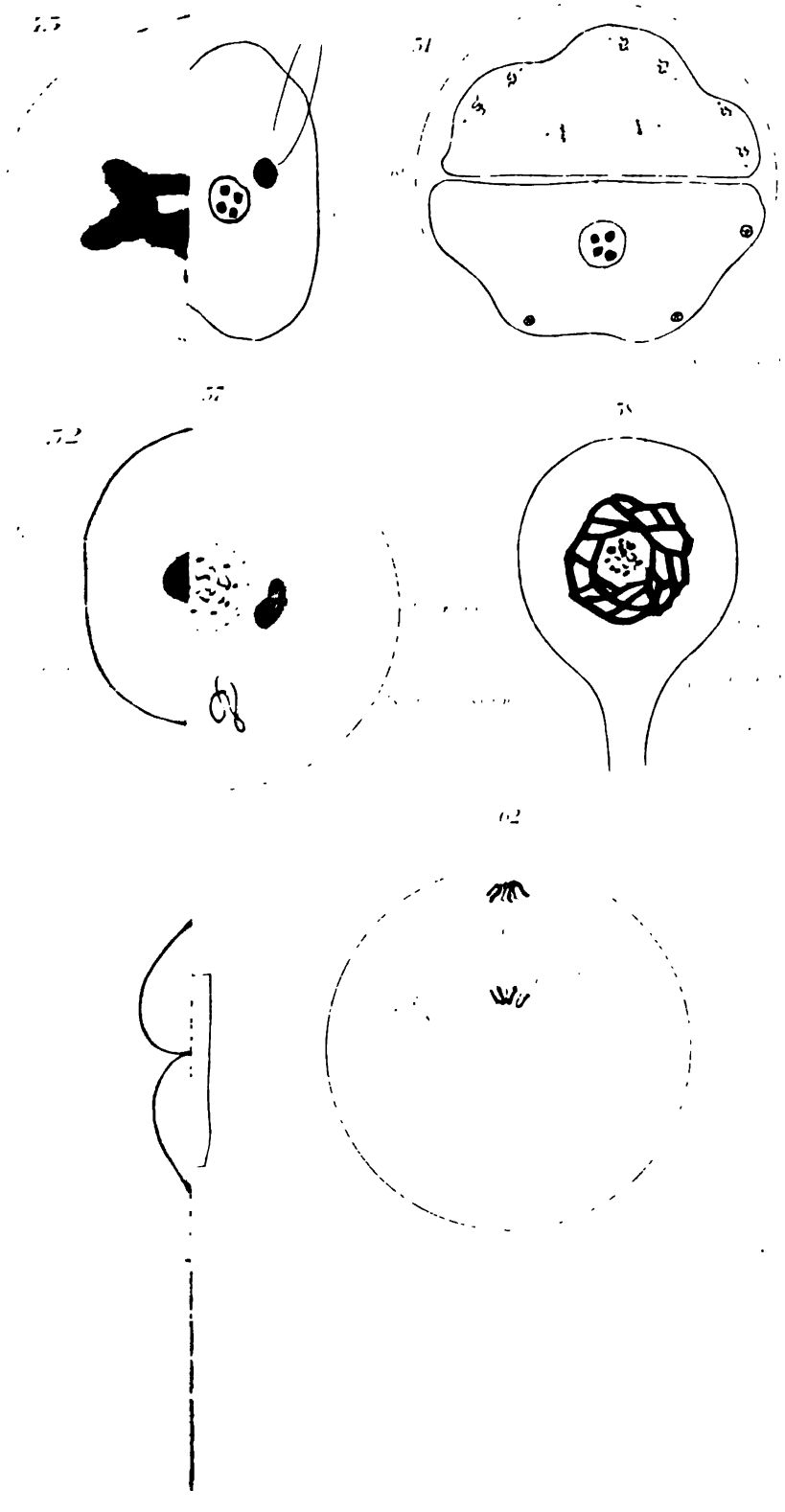












Goldschmidt, R.
1905.

mit bestem Dank
Überreicht vom Verfasser.

Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus Lss.

Von

Privatdozent Dr. **Richard Goldschmidt.**

Mit 3 Tafeln und 1 Abbildung im Text.

Abdruck
aus den
Zoologischen Jahrbüchern.

Herausgegeben von Professor Dr. J. W. Spengel in Gießen.

Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere.

Einundzwanzigster Band. Heft 4. 1905.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.
1905.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des Zoogonus mirus Lss.

Von

Privatdozent Dr. **Richard Goldschmidt.**

(Aus dem Zoologischen Institut zu München.)

Mit Tafel 36–38 und 1 Abbildung im Text.

Inhalt.

I. Einleitung.
II. Beschreibender Teil.
A. Der Bau des Geschlechtsapparats und die Ausbildung des Eies.
B. Die Eireifung und Befruchtung.
1. Die beiden Reifungsteilungen.
α) Das Verhalten der chromatischen Substanz.
β) Das Verhalten der achromatischen Teile.
2. Das Spermatozoon im Ei und die Befruchtung.
C. Die Embryonalentwicklung.
1. Erste Periode. Die Furchung und Bildung der primären Keimblätter.
2. Zweite Periode: Die Sonderung des Organmaterials.
3. Dritte Periode: Die Ausbildung des Miracidiums.
III. Allgemeiner Teil.
A. Dotterkern und Spiremstadium.
B. Der Reduktionsvorgang.
C. Das Verhalten des Spermatozoons im Ei.
D. Centrosom und inäquale Zellteilung.
E. Die Hüllmembran und das Ektoderm der Trematoden.
Literatur.
Tafelerklärung.

I. Einleitung.

Die Beschäftigung mit den ersten Entwicklungsvorgängen der monogenetischen Trematoden hatte mir den Wunsch angeregt, die so

gut wie unbekannten Vorgänge bei der Eireifung und Befruchtung eines digenetischen Trematoden einer Untersuchung zu unterziehen, die, nach den bei monogenetischen Trematoden erhaltenen Resultaten zu schließen, cytologisch Interessantes versprach. Auch schien es mir wünschenswert, die Vorgänge der Embryonalentwicklung, über die seit SCHAUINSLAND's grundlegenden Untersuchungen (1883) nichts Wesentliches bekannt geworden ist, von neuem in Angriff zu nehmen, speziell um der Entstehung der merkwürdigen Hüllmembran wie der Keimblätterfrage überhaupt nachzugehen. Bei den außerordentlichen Schwierigkeiten, die die hartschaligen, undurchlässigen und kleinen Eier der Trematoden solchen Untersuchungen entgegenstellen, begrüßte ich mit Freuden das Bekanntwerden eines Distomum, dessen Eier der Schale entbehren und dessen Embryonen durch besondere Großzelligkeit ausgezeichnet sind. Es ist dies der von Looss 1901 im Enddarm von *Labrus merula* entdeckte *Zoogonus mirus*. Bei einem Aufenthalt an der Zoologischen Station in Rovigno Ostern 1902 sammelte ich Material, an dem ich den größten Teil der Entwicklungsvorgänge feststellte, worüber in einer Vorl. Mitteilung (GOLDSCHMIDT, 1902c) berichtet wurde. Der Abschluß der Untersuchungen verzögerte sich bis jetzt, da ich erst in diesem Jahre wieder frisches Material erlangen konnte. Der Leitung der Zoologischen Station in Rovigno sei für ihre Bemühungen, mir auch in ungünstiger Zeit das Material zu verschaffen, bestens gedankt.

Wegen des manches Interessante bietenden Baues von *Zoogonus* sei auf die frühern Mitteilungen von Looss (1901), ODHNER (1902) und mir (1902c) hingewiesen. Ein Wort sei noch über die Benennung der Art gesagt. ODHNER beschrieb als *Zoogonus rubellus* OLSS. eine Form, die sich in einigen Merkmalen von *Z. mirus* unterscheiden sollte. Ich konnte jedoch zeigen, daß alle diese Merkmale auch für *Z. mirus* stimmen. Nur einen Punkt mußte ich offen lassen, die für *Z. rubellus* angegebene gelbe Farbe. Nunmehr habe ich mich überzeugt, daß dieselbe dem *Z. mirus* nicht zukommt. Ob allerdings diese wohl auf die Nahrung des verschiedenen Wirts zurückzuführende Differenz zu einer specifischen Trennung genügt, will ich den Systematikern von Fach überlassen.

Die zu vorliegender Untersuchung angewandten Methoden sind infolge der Gunst des Objekts außerordentlich einfach. Die ca. 1 mm großen Würmer wurden in toto mit Boraxkarmin oder DELAFIELD's Hämatoxylin gefärbt, darauf unter dem Mikroskop mit spitzen Nadeln die Eier und Embryonen isoliert, mit Bleu de Lyon oder Orange

nachgefärbt und in Balsam aufgestellt. So konnte ich an den kleinen, aber großkernigen Embryonen und Eiern die ganze Untersuchung an Totalpräparaten ausführen. Besonders für die ersten cellulären Vorgänge ist dies von großer Wichtigkeit, da Irrtümer durch Schnittrichtung und Notwendigkeit der Kombination ausgeschlossen sind, ein Ei von verschiedenen Seiten betrachtet werden kann usw. Die Kleinheit der Eier erlaubt dabei selbst die Centrosomen so zu studieren, während sie für die chromatischen Kernbestandteile durch deren Größe kompensiert wird. Natürlich wurden zur Kontrolle und Ergänzung auch Schnittserien angewandt, die besonders mit Eisenhämatoxylin sehr schöne Bilder lieferten.

II. Beschreibender Teil.

A. Der Bau des Geschlechtsapparats und die Ausbildung des Eies.

Bevor ich die Schilderung der ersten Entwicklungsvorgänge von *Zoogonus* mit der Darstellung der Ovogenese beginne, seien einige Worte über den Bau des weiblichen Geschlechtsapparats vorausgeschickt. Die für die Gruppe der Trematoden charakteristische

O Ovar
U Uterus
Lg Laurer'scher Gang
Dst Dotterstock
Dg Dottergang
R. s Recept. semin.
K Keimgang

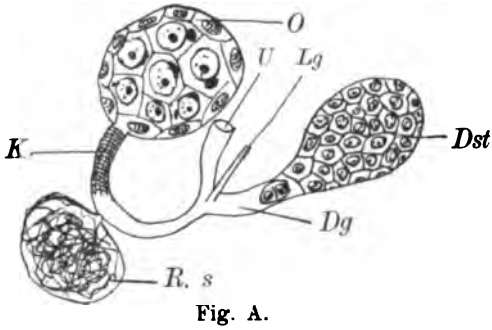


Fig. A.

Trennung der weiblichen Drüsen in Keimstock und Dotterstock ist auch hier wenigstens morphologisch durchgeführt. Jedoch steht dem unpaaren Ovar hier auch ein unpaarer Dotterstock zur Seite (Looss, 1901; Odhner, 1902; Goldschmidt, 1902c), der seiner Funktion nach diesen Namen gar nicht verdient. Das relativ kleine birnförmige Organ (Fig. A *do*) ist von einer nicht sehr großen Zahl kleiner polygonaler Zellen erfüllt, die den Dotterzellen anderer Trematoden nicht im geringsten ähneln. Vor allem fehlt ihrem gleichartigen körnigen Plasma jede Spur von Dottersubstanz. Das Plasma ist stark färbbar und enthält einen relativ großen chromatinreichen Kern (Fig. 2). Hier und da findet man, wie gegenüber einer Angabe

in meiner vorläufigen Mitteilung richtig zu stellen ist, Mitosen vor, in denen 10 stabförmige Chromosomen zu zählen sind. Von diesem sog. Dotterstock führt der kurze und weite Dottergang zu der Vereinigungsstelle mit dem Keimgang. Dieser entspringt seitlich am Ovar (*kg*) und hat stets annähernd die Form eines Halbkreises. Er besitzt in kontrahiertem Zustand ein sehr enges Lumen mit gefalteter Innenfläche und ist durch eine sehr kräftige Längs- und Ringmuskulatur ausgezeichnet. In der Mitte seines Verlaufs hängt ihm eine große ungestielte und dünnwandige Blase an, das Receptaculum seminis, das stets prall mit Sperma gefüllt angetroffen wird. Von der Vereinigungsstelle von Keim- und Dottergang geht einmal der zarte LAURER'sche Gang aus, dessen Mündung von ODHNER (1902) angegeben wird, von mir jedoch nicht aufgefunden werden konnte; sodann entspringt hier der Uterus, dessen Schlingen das Hinterende des Wurms erfüllen, um schließlich vorn in der gemeinsamen Geschlechtsöffnung auszumünden.

Ihre Wachstumsperiode macht die Eizelle innerhalb des Ovariums durch. Die jüngsten und kleinsten Zellen bilden den Wandbelag und werden stets in einem Spiremstadium angetroffen. Der relativ zum Plasmagehalt große Kern enthält einen einheitlichen zarten Spiremfaden, dessen Schlingen meist zu einem einzigen größeren chromatischen Nucleolus konvergieren. Dieses Spirem hat aber sicher nichts mit einer Teilung der Zelle zu tun, da niemals im Ovarium irgend ein Teilungsstadium zur Beobachtung kam. Seine Bedeutung ist vielmehr der des Spirems im Selachier-Ei zu vergleichen, wie im allgemeinen Teil erörtert werden soll. Mit dem Beginn der Wachstumsperiode verschwindet das Spirem wieder, und es stellt sich ein lockeres achromatisches Kerngerüst mit eingestreuten chromatischen Partikeln und einem größern chromatischen Nucleolus her. Die Eizelle und ihr blasiger Kern beginnen nun auf das Vielfache ihres Volumens heranzuwachsen. Mit dem Beginn dieser Periode und, wie späterhin ausgeführt werden soll, sicher auch im Zusammenhang damit setzt auch die Ausbildung des Dotterkerns ein, der späterhin als voluminöses Gebilde in der Eizelle hervortritt. Wie auch bei andern in der Literatur beschriebenen Fällen steht das erste Auftreten des Dotterkerns zweifellos in Beziehung zu dem Kern der Eizelle. Man sieht zunächst auf der Oberfläche des ganzen Kerns zerstreut chromatische Massen wie feine Niederschläge auftreten; man erhält den Eindruck, daß sie auf der Oberfläche der Kernmembran sozusagen ausgeschwitzt sind. Sie liegen der Kern-

membran so dicht auf, daß diese vollständig undeutlich wird und die Kerngrenze kaum zu bestimmen ist. Späterhin kondensieren sich diese Partikeln dann zu mehr oder minder kompakten Brocken, wie es deutlich in Fig. 4, die nach einem Isolierpräparat gezeichnet ist, zu erkennen ist. Bisweilen sitzt, wie es die Zelle rechts unten zeigt, die Hauptmasse dieser Dotterkernsubstanz kappenartig dem einen Pol des an dieser Stelle undeutlich begrenzten Kerns auf.

Nunmehr fließen diese verschiedenen Massen zu einigen wenigen größern Brocken zusammen, die sich fast intensiver als das Kernchromatin färben und stets in der Nähe des Kerns liegen bleiben (Fig. 5). Meist kommt es dann zur Ausbildung eines einheitlichen Dotterkerns, der in der ausgebildeten längsovalen Eizelle stets einen Pol des Kerns einnimmt und sich in seiner Struktur hier verschiedenartig präsentieren kann. Gewöhnlich erscheint er nicht homogen, sondern enthält z. B. einen innern, dunkler tingierbaren Kern (Fig. 6). Häufig enthält er auch in seinem Centrum einen hellern Raum, in dessen Innerm wieder eine chromatische Kugel liegt (Fig. 8 *dk*). Nur in seltnen Fällen findet man noch im ausgebildeten Ei den Dotterkern in mehrere Brocken zerteilt (Fig. 7).

Noch einer Bildung muß erwähnt werden, die zum Dotterkern in engster Beziehung steht. In nahezu reifen Ovarialeizellen findet man, besonders schön an Eisenhämatoxylinschnitten (Fig. 5), im Plasma ein oder mehrere stark färbbare Stäbe (*st*). Ich glaubte ursprünglich hierin das erste Auftreten der Centrosomen der 1. Reifungsteilung sehen zu müssen, da diese tatsächlich die Form solcher Stäbchen zeigen. Ich fand sie denn auch im ausgebildeten Ei neben dem Kern liegend (Fig. 7, *st*), aber auch noch in Stadien, in denen die Centrosomen durch ihre Strahlungen deutlich hervortreten (Fig. 11). Sie müssen also andere Bedeutung haben, und zwar erscheint es mir unzweifelhaft, daß sie dem Dotterkern zugehören, Teile dieses darstellen. Die Stäbe sind nichts anderes als jene mit den verschiedensten Namen (Pseudochromosomen etc.) belegten Gebilde, deren Bedeutung ich vor kurzem (Goldschmidt, 1904) unter dem zusammenfassenden Begriff des Chromidialapparats dargelegt habe. Im allgemeinen Teil wird darauf noch einmal zurückzukommen sein.

Über den bei verschiedenen Trematoden-Arten beobachteten Dotterkern liegt eine Mitteilung von Crety (1892) vor, der im wesentlichen sein ähnliches Verhalten wie das Kernchromatin und seine verschiedenartige Anordnung feststellt.

Es ist bereits gesagt, daß das als Dotterstock bezeichnete Gebilde nur morphologisch dem entsprechenden Organ anderer Trematoden äquivalent ist, seiner Funktion nach aber gar nichts damit zu tun hat. Denn wie die Embryonen und Eier des *Zoogonus* einer Eischale entbehren, so fehlt ihnen auch jede Spur von wirklichen Dotterzellen. Die Ernährung des Embryos wird hier vielmehr ausschließlich durch die Uteruswand besorgt. Welches ist nun das Schicksal der in dem sog. Dotterstock gebildeten polygonalen Zellen? Diese lösen sich von der gemeinsamen Masse los und legen sich, indem sie in den Dottergang gelangen, paarweise zusammen. Zunächst ist die Zellgrenze zwischen beiden Zellen noch zu erkennen, wie Fig. 1, ein optischer Schnitt durch den Dottergang (*dg*) mit jenen beiden Zellen im Innern, zeigt. Die Grenze verschwindet dann, und das Plasma der Zellen scheint vollständig verschmolzen. Oft ist der Kern der einen Zelle ein wenig größer als der der andern. Das Zellenpaar gelangt nun durch den Dottergang an die Vereinigungsstelle von Keim- und Dottergang. Hier trifft es mit einer kugligen Eizelle zusammen, die nach vollendetem Wachstum sich aus dem Ovar loslöste und den Keimgang passierte, wobei sich ihr vom Receptaculum seminis aus ein Spermatozoon anklebte. Nunmehr legt sich das Zellenpaar der Eizelle dicht an, und indem es an seiner Peripherie zu einer dünnen Membran auswächst, umwächst es die ganze Eizelle. In Fig. 3 ist der Beginn dieser Umwachsung innerhalb des Anfangsteils des Uterus dargestellt.

Die nunmehr die Eizelle umhüllende, aus 2 Zellen bestehende Membran, die bis zum Ausschlüpfen des reifen Miracidiums erhalten bleibt, ist also nichts anderes als die aus der Trematoden-Entwicklung seit SCHAUINSLAND (1883) bekannte Hüllmembran. Das Äquivalent des Dotterstocks produziert die Zellen dieser Membran, Zellen, die wir ihrer Bedeutung nach als Follikelzellen ansprechen müssen. Die wohl allgemein anerkannte morphologische Gleichwertigkeit von Keim- und Dotterstock führt auch hier zu dem schon so oft gezogenen Schluß von der Gleichwertigkeit der Ei- und Follikelzellen.

Es ist gesagt worden, daß im Keimgang sich dem Ei ein Spermatozoon anhängte. Während der Umwachsung des Eies durch die Hüllmembran oder Follikelzellen ist dies ins Eiplasma eingedrungen und somit die Besamung vollzogen. Das Spermatozoon gelangt dabei stets an einen Pol des Kerns, an den dem Dotterkern gegenüberliegenden, und rollt sich hier in 3 bis 4 Spiraltouren auf. Fig. 6 und 8 zeigen dies deutlich im Totalpräparat, Fig. 7 im

Schnitt. Nunmehr ist das Ei bereit, in die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge einzutreten. Es ist inzwischen von der kugligen in eine längs ovale Form übergegangen, wohl unter dem Einfluß der Hüllmembran, und besteht aus relativ wenig feinwabigem und dotterfreiem Plasma, dem der große blasige Kern eingelagert ist. Der Kern besteht aus einer Kernmembran, einem lockern chromatischen Gerüst, dem unregelmäßig Chromatinkörnchen eingelagert sind, und einem großen chromatischen Nucleolus. Den einen Pol des Kerns nimmt der große Dotterkern ein, den andern der lange aufgerollte Spermatozoenkopf. Eine Regelmäßigkeit der Lagerung dieser beiden Bildungen in bezug auf die beiden Follikelzellen (*hm*) besteht nicht, wie der Vergleich von Fig. 6 und 8 zeigt, die das entgegengesetzte Verhalten aufweisen. Außerdem enthält das Plasma noch abgesprengte Teile des Dotterkerns, wie die erwähnten Stäbchen, und die ganze Zelle ist von ihrer Hüllmembran mit den beiden stark chromatischen polständigen Kernen umhüllt.

B. Die Eireifung und Befruchtung.

Literatur: Die Mitteilungen über die ersten Entwicklungsvorgänge im Trematoden-Ei sind sehr spärlich. Relativ gut sind wir nur bei einem monogenetischen Trematoden, dem *Polystomum integerrimum*, durch die in ihren Resultaten sich vielfach ergänzenden Untersuchungen von HALKIN (1902) und GOLDSCHMIDT (1902 b) orientiert. Auf diese Untersuchungen werden wir vor allem im Text zurückzugreifen haben. Von noch einer monogenetischen Form, dem *Gyrodactylus elegans*, kennen wir einige Stadien durch v. JANICKI (1903) und KATHARINER (1904), die mit den betreffenden Stadien des *Polystomum* übereinstimmen. Für digenetische Trematoden existiert nur eine kurze Notiz von HENNEGUY (1902) über *Distomum hepaticum*. Er vermochte nur eine das ganze Ei durchziehende Richtungsspindel und ein Stadium mit männlichem und weiblichem Vorkern aufzufinden.

1. Die beiden Reifungsteilungen.

Das im Anfangsteil des Uterus befindliche Ei beginnt nunmehr in die Reifungsteilungen einzutreten. Der Übersichtlichkeit der Darstellung halber sei zeitlich Zusammenliegendes nacheinander geschildert und mit dem

α) Verhalten der chromatischen Substanz

begonnen. Der Beginn der Reifungsvorgänge macht sich dadurch bemerkbar, daß die bisher unregelmäßig im achromatischen Gerüst verteilte chromatische Substanz sich an einigen Knotenpunkten des

Kerngerüsts in unregelmäßigen Massen zu sammeln beginnt, während der Nucleolus noch vollständig intakt ist (Fig. 8). In einem wenig vorgerücktern Stadium beginnt dieser jedoch sich ebenfalls aufzulösen, seine Begrenzung wird undeutlich, und er zerfällt in kleine chromatische Partikel, die sich auf dem achromatischen Gerüst zu Strängen anordnen (Fig. 9). Das gleiche geschieht innerhalb der erwähnten chromatischen Ansammlungen, die sich ebenfalls zu Strängen ausziehen, die bereits die künftigen Chromosomen ahnen lassen, ja durch eine 2reihige Lagerung der Körnchen zum Teil schon eine Andeutung der spätern Längsspaltung zeigen.

Bevor wir die weitere Ausbildung der Chromosomen verfolgen, seien ein paar Worte über das Schicksal des Nucleolus eingeschaltet. In der cytologischen Literatur der letzten Jahre spielt diese Bildung eine gewisse Rolle. Der vor allem durch HÄCKER (1893) vertretenen Auffassung, die dem Nucleolus keinerlei Beziehungen zum Chromatin zuerkennt, sind gewichtige Beobachtungen entgegengestellt worden, aus denen hervorgeht, daß der ganze Nucleolus oder wenigstens ein Teil direkt in die Bildung der Chromosomen eingeht (HARTMANN, 1902; WILSON, 1901; GOLDSCHMIDT, 1902b; GUENTHER, 1903; LUBOSCH, 1902). Hier liegt nun ein weiterer Fall vor, der in gleicher Richtung zu verwerten ist. Nur nimmt hier sowohl der Nucleolus als auch das Chromatin des Kerngerüsts in gleicher Weise an der Bildung der Chromosomen teil. Ich darf nunmehr wieder daran erinnern, daß in dem Spiremstadium der jüngsten Eizellen derselbe Nucleolus bereits vorhanden war, das Spirem also auch nicht aus diesem Grund als Vorbereitung zu einer Teilung aufgefaßt werden kann.

Wir hatten das Chromatin im Kern in einem Zustand verlassen, in dem es bereits begann, die Form von Chromosomen anzunehmen. Dieser Vorgang schreitet nun weiter fort, indem sich das Chromatin zu typischen Chromosomen verdichtet, die noch ihre Zusammensetzung aus feinsten Partikelchen erkennen lassen. Von Anfang an sind diese Chromosomen längs gespalten und liegen vollständig voneinander getrennt im Kernraum zerstreut. Stets treten 10 solcher längs gespaltener Chromosome auf, wie z. B. Fig. 10 nach einem Totalpräparat zeigt, in dem 4 Paar in der Gesichtsebene liegen, während die andern 6 von der Kante gesehen werden. Man erkennt auch an dieser Abbildung, daß die Chromosomen meist ziemlich dicht unter der Kernmembran liegen, noch deutlicher in dem Schnittbild Fig. 11. Die erwähnte Chromosomenzahl 10 stellt die Normalzahl dar, wie aus Zählungen in Furchungszellen, Spermatogonien

und auch Gewebezellen des Wurms übereinstimmend hervorgeht. Es tritt also hier nicht wie meist von vornherein die reduzierte Zahl in Tetradenform auf, sondern einfach die Normalzahl, Tetraden fehlen völlig. Dadurch wird von vornherein eine wohl beispiellose Einfachheit des Reduktionsvorgangs vorbereitet.

Nach vollendeter Chromosomenbildung beginnt nunmehr der Kern seine regelmäßige Gestalt zu verlieren, während gleichzeitig sich die achromatische Spindelfigur ausbildet. Der Kern plattet sich in der Richtung des Längsdurchmessers des Eies ab, wobei die Kernmembran unregelmäßig zerknittert wird und auch die Reste des achromatischen Gerüsts allmählich verschwinden. Deutlich wird dieser Vorgang durch einen Vergleich von Fig. 12 und 13, die beide ein und dasselbe Ei nach einem Totalpräparat wiedergeben, Fig. 12 in Seitenansicht, Fig. 13 nach Drehung um 90° vom Pol aus gesehen. In Fig. 12 sehen wir, wie die 10 längs gespaltenen Chromosomen in die 1. Richtungsspindel eintreten, während Fig. 13 uns deutlich die 10 Paare vor Augen führt. Die bei *a* und *b* scheinbar zum Vorschein kommenden Tetraden sind nur durch die Projektion in die Zeichenebene vorgetäuscht; die beiden da nebeneinander liegenden Paare liegen in Wirklichkeit in ganz verschiedenen Ebenen des Kerns. Auch in Fig. 14 erkennen wir die 10 Chromosomen, hier zufällig sämtlich von der Kante gesehen, innerhalb der fast fertigen Richtungsspindel noch von einem hellen Hof umgeben. In der fertigen Äquatorialplatte der 1. Reifungsspindel sehen wir sie dann in Fig. 15, allerdings hier durch Verklumpungen weniger deutlich, besser in einem Schnitt durch dieses Stadium Fig. 16. Nunmehr werden die beiden vorgebildeten Spalthälften auf die Pole der das ganze Ei durchziehenden 1. Richtungsspindel verteilt. Der 1. Richtungskörper erhält somit 10 Chromosomen, ebensoviel bleiben im Ei zurück. Von dem in gewohnter Weise verlaufenden Vorgang ist in den Abbildungen nur das Endresultat wiedergegeben. In dem Schnitt Fig. 19 sehen wir in dem gerade ausgestoßenen Richtungskörper Rk_1 noch die 10 Chromosomen liegen, die 10 Chromosomen der Eizelle folgen im nächsten, nicht abgebildeten Schnitt. (Die Schnittrichtung ist ein wenig schief zur Achse der sich gerade bildenden 2. Richtungsspindel.) Die 1. Reifungsteilung ist somit eine gewöhnliche Äquationsteilung.

Während sich nun die Spindelfigur zur 2. Richtungsteilung umbildet, liegen die 10 Chromosomen nahe dem Centrum des Eies unregelmäßig durcheinander gewürfelt (Fig. 18, 20, 24). Fig. 24

stellt ein polyspermes Ei dar, das von 3 Spermatozoen befruchtet wurde, aber in normaler Weise den 1. Richtungskörper (*Rk*[1]) gebildet hat, der noch aus 10 Teilbläschen besteht, und sich nunmehr zur 2. Reifungsteilung anschickt. Die Struktur der Chromosomen hat sich insofern etwas geändert, als ihre Zusammensetzung aus einzelnen hintereinander gereihten Körnchen nunmehr viel deutlicher ist als vorher (Fig. 21, 22); es ist ja dies eine nicht seltne Erscheinung, daß sich die Chromosomen der beiden Reifungsteilungen in verschiedener Gestalt präsentieren. Alsbald tritt nun unter den 10 Chromosomen eine Umgruppierung ein, derart, daß sich 2 Gruppen zu 5 Chromosomen einander gegenüberstellen (Fig. 21). Auch das Ei, dem der Schnitt in Fig. 23 entstammt, steht, wie die übrigen Schnitte der Serie lehren, auf dem gleichen Stadium. Je 5 Chromosomen rücken nunmehr in der fertigen Richtungsspindel zu den beiden Tochterplatten auseinander, wie sehr schön Fig. 22 zeigt, und indem der 2. Richtungskörper abgeschnürt wird, bleibt die reduzierte Zahl von 5 Chromosomen im Ei zurück. Die 2. Richtungsteilung ist also eine Reduktionsteilung, der Reduktionsvorgang selbst von schematischer Klarheit.

Wir haben bisher nur das Verhalten der Chromosomen bei der Bildung der Richtungskörper besprochen und haben noch einiges, diese selbst betreffend, nachzuholen. Die Richtungskörper werden stets an dem Pol ausgestoßen, der durch die beiden Hüllmembrankerne gekennzeichnet ist (Fig. 18—30), und liegen hier in das Plasma, das diese umgibt, eingebettet, bis zum Beginn der Furchung. Sie bestehen fast nur aus Chromatin, umgeben von einer ganz zarten Plasmazone, die nur als heller Saum erscheint. Die Chromosomen rekonstituieren sich sogleich nach der Abschnürung zu einem kleinen Kern, der zuerst noch seine Chromosomen enthält (Fig. 18). Diese wandeln sich dann in eine kompakte Traube kleiner Chromatinbläschen um (Fig. 24), die schließlich zu einem homogenen Chromatinklumpen verschmelzen (Fig. 18, 21, 25, 26, 27, 28, 30). Dieser kann dann früher oder später sich auflockern und ein Kerngerüst bilden und so die Form gewöhnlicher Ruhekerne annehmen (Fig. 20, 29). Dies tritt aber durchaus nicht immer ein. Die Richtungskörper liegen, wie gesagt, stets bei den Hüllmembran-Kernen und treten durch ihre starke Färbbarkeit deutlich hervor. Sie gewährleisten so auf den ersten Blick eine sichere Bestimmung des Stadiums, in welchem sich ein Ei befindet. Eine Teilung des 1. Richtungskörpers

wurde nie beobachtet. Im Verlauf der Furchung verschwinden sie, werden resorbiert.

Es sei hier auch gleich das Schicksal des Dotterkerns erledigt. Mit dem ersten Auftreten der Centrosomen zur 1. Reifungsteilung zerfällt der Dotterkern in mehrere Bruchstücke (Fig. 10). Dabei kann er typische Teilungszustände zeigen, die sehr an die Teilung des Mitochondrienkörpers bei der Spermatogenese von *Pygaera* nach Meves (1900) erinnern. Ich habe ein solches Bild vor kurzem reproduziert (Goldschmidt, 1904) und die auffallende Übereinstimmung als Stütze für meine Ansicht von der Gleichwertigkeit beider Bildungen angeführt. Sofort nach dem Zerfall verlieren die Bruchstücke ihre vorherige starke Färbbarkeit und zerfließen dann in unregelmäßigen Figuren im Eiplasma (Fig. 12 *dk*). So können sie noch bei der 2. Reifungsteilung angetroffen werden (Fig. 22), ja bisweilen noch auf spätern Stadien, den Vorkernen anliegend (Fig. 26). Gewöhnlich gehen sie aber schon vorher zu Grunde.

β) Das Verhalten der achromatischen Teile.

Wenn wir uns nunmehr dem Verhalten der achromatischen Substanzen während der Reifungsteilungen zuwenden, so ist das jüngste mir vorliegende Stadium in Fig. 10 abgebildet. Am einen Pol des Kerns, in dem die Chromosomen nahezu ausgebildet sind, liegt ein von einer schönen Strahlung umgebener heller Hof. Das jedenfalls noch einheitliche oder sich gerade teilende Centrosom ist in diesem Totalpräparat nicht zu erkennen, jedenfalls wegen seiner dichten Anlagerung an die Kernmembran. Ein darauf folgendes Stadium ist nach einem Schnitt in Fig. 11 wiedergegeben, und hier erkennen wir zum erstenmal die beiden bereits an gegenüberliegenden Polen des Kerns der Kernmembran dicht aufgelagerten Centrosomen. Sie haben sich mit Eisenhämatoxylin vollständig geschwärzt und erscheinen in Form kräftiger, winklig geknickter Stäbchen, die von einer schönen Strahlung umgeben sind. Während sich nun der Kern abplattet, stellen die beiden Stäbchen sich annähernd in die Längsachse des Eies ein und rücken nach den Polen zu auseinander, während die Strahlungen sich weiterhin im Ei ausbreiten (Fig. 12). Die Centrosomen sind jetzt im Totalpräparat deutlich zu erkennen; sie nehmen einen schwachen Hämatoxylinton an, der sie gut vom Plasma abhebt. Allmählich gelangen nun die beiden Centrosomen an die Oberfläche des Eies, und dadurch wird erreicht, daß die Strahlenpartien, die sich vom Centrosom zu dem noch nicht auf-

gelösten Kern erstrecken, als besondere Centralspindel von den Polstrahlungen unterschieden werden (Fig. 14). In Wirklichkeit besteht dieser mehr didaktische Unterschied aber nicht. Das ganze Strahlensystem ist in gleicher Weise ein Ausdruck der besondern Anordnung des wabigen Plasmas, wie es von den Vertretern der dynamischen Zellteilungslehre seit BÜTSCHLI (1876) gefordert wird (Fig. 17b). Ein gewisser Unterschied zwischen der eigentlichen Spindel und den Polstrahlungen kommt erst im Stadium der fertigen Äquatorialplatte zum Ausdruck. Man erkennt jetzt vor allem am Totalpräparat (Fig. 15) in der Spindelfigur besondere, schärfer accentuierte Züge, die man als sog. Zugfasern ansprechen müßte. Ich muß aber besonders betonen, daß eine Endigung dieser Züge an den Chromosomen oder gar eine Übereinstimmung mit der Chromosomenzahl nicht existiert. Hier wie an andern mir bekannten Objekten gibt es keine Zugfasern. Die sog. Spindelfasern ziehen kontinuierlich von Pol zu Pol. Wodurch treten sie nun als etwas Besonderes hervor, wenn sie doch auch nur der Ausdruck einer besondern Anordnung des gleichmäßig wabigen Plasmas sind? Eine Entstehung aus dem Kern ist hier ja völlig ausgeschlossen, die ganze Spindel ist rein protoplasmatisch. Meine Präparate lassen mir folgende Deutung richtig erscheinen. Jene Züge, die wirkliche Spindelfasern vortäuschen, sind Straßen, auf denen die achromatischen Teile des Kerngerüsts nach den Polen abfließen. Bei sehr starken Vergrößerungen erkennt man, daß diese „Fasern" ebenso wie die zwischen ihnen liegenden Partien in ganz gleicher Weise aus parallel angeordneten Wabenreihen bestehen (Fig. 33). Die von den Chromosomen aber nach den Polen ziehenden Strahlenpartien sind durch stärkere Färbbarkeit ausgezeichnet und erscheinen so als eine Einheit.

Ein Blick auf die Abbildungen zeigt, daß die Richtungsspindel das ganze Ei durchzieht. Dieses bemerkenswerte Verhalten scheint besonders den Plathelminthen zuzukommen. Es wurde zuerst von HALKIN und mir (1902a) für *Polystomum* beschrieben, dann auch von JANICKY (1903) und KATHARINER (1904) für *Gyrodactylus* und von BRESSLAU (1904) für *Mesostomum*. Auf die Bedeutung dieser Erscheinung für das Verständnis der inäqualen Zellteilung habe ich schon früher hingewiesen und werde im allgemeinen Teil noch einmal darauf zurückkommen müssen.

Bemerkenswert ist ferner das Auftreten des stabförmigen Centrosoms in der 1. Richtungsspindel. (Warum ich es als Centrosom im Sinne BOVERI's bezeichne, werde ich weiter unten begründen.) Ge-

wöhnlich sehen wir es in Form eines Vförmig geknickten Stäbchens an den beiden Polen liegen, oft ist es aber auch ein gerader Stab von bisweilen mächtigen Dimensionen (Fig. 16). Wir kennen aus der Literatur bereits eine ganze Anzahl Fälle, in denen solche stabförmigen Centrosomen auftreten. Zuerst beschrieb sie Meves (1897) aus Spermatocyten von verschiedenen Schmetterlingen. Die Centralkörper haben die Form geknickter Stäbchen, deren Hälften bei der Bildung der 2. Reifungsspindel auseinander brechen und deren Pole bilden. Entsprechende Centralkörper fand Sewertzoff nach einer Angabe von Meves (1900) in Spermatocyten von *Blatta germanica*, wo sie neuerdings Wassilieff (1904) wieder studierte, ferner findet sie v. Korff (1901) in Spermatocyten von *Hydrophilus*, *Feronia*, *Harpalus*, Ente und Huhn sowie Voinov (1902) bei der Spermatogenese von *Cybister roeselii*. Auch Zimmermann's (1898) Angaben von stäbchenförmigen Centralkörpern in ruhenden Epithelzellen gehören hierher, sind allerdings nicht ganz einwandfrei. Auch auf botanischem Gebiete wurden sie von Mottier (1898) bei Dictyota gesehen.

Nach Ausstoßung des 1. Richtungskörpers teilt sich das im Ei zurückgebliebene Centrosom und beginnt die 2. Richtungsspindel zu bilden. Wie diese Teilung vor sich geht, vermag ich leider nicht anzugeben, schließe aber nach Analogie mit den Darstellungen von Meves und v. Korff für die Vförmigen Centrosomen der Spermatocyten, daß die beiden Schenkel des V auseinander brechen und an die Pole rücken. Wesentlich interessanter gestaltet sich jedoch der nunmehr folgende Vorgang einer Transformation des Centrosoms. Die stabförmigen Centrosomen wandeln sich jetzt in kuglige von dem gewöhnlichen Aussehen um. Man erkennt auf den ersten Blick also an der Form der Centrosomen schon, ob man die 1. oder 2. Richtungsspindel vor sich hat. In Fig. 19 ist ein Stadium dieser Umwandlung abgebildet. Der etwas schief geführte Schnitt enthält nur den einen Pol der gerade gebildeten 2. Richtungsspindel; der im übernächsten Schnitt folgende andere Pol zeigt genau das gleiche Bild. Wir sehen im Centrum der Strahlung ein elliptisches Körperchen, das sich ziemlich stark entfärbt hat und im Innern einen sehr zarten schwarz gefärbten Stab enthält. Wir müssen annehmen, daß das vorher noch homogen stabförmige Centrosom sich einerseits verkürzt hat, während gleichzeitig seine peripheren Partien eine Auflockerung erfuhren, daher sich auch schneller entfärben. Geht die Verkürzung noch weiter, so ist bald

Kehren wir nach dieser Abschweifung nunmehr wieder zum Gang unserer Darstellung zurück. Wir hatten die nunmehr kugligen Centrosomen im Beginn der Bildung der 2. Richtungsspindel verlassen. Die auch im Totalpräparat auf das schönste sichtbaren, relativ zur Zellgröße sehr großen Kugeln sind von scharfer Kontur begrenzt, die bei Eisenhämatoxylinfärbung sehr lange die Farbe hält (Fig. 23). Die Masse des Körpers ist durchaus nicht strukturlos, sondern besteht aus einem sehr feinen Wabenwerk, wie es von andern Objekten ja auch bekannt ist (Fig. 17a). Im Innern enthält es ein stets einheitlich befundenes Centriol; die in Fig. 23 sichtbaren Strukturen dürften nur Eisenhämatoxylin-Extraktionsbilder sein. Das merkwürdigste Verhalten, das diese Centrosomen aber zeigen, ist, daß sie von Anfang an von gänzlich verschiedener Größe sind. Es ist dies bereits deutlich, ehe die Spindelfigur völlig ausgebildet ist (Fig. 20), und zwar erscheint stets das den Hüllmembranzellen zugekehrte, also den Richtungskörperpol einnehmende, viel kleiner (Fig. 20, 23). An der Richtigkeit dieser Beobachtung kann nicht der geringste Zweifel herrschen, denn sie wurde an zahlreichen Präparaten, ganzen Eiern wie Schnitten, immer wieder festgelegt. Außerdem tritt das gleiche Verhalten in allen Furchungszellen auf, die sich inäqual teilen, also vor allem bei der 1. Furchungsteilung (Fig. 28, 29, 30), aber auch in kleinern Furchungszellen (Fig. 31). An letzterer Abbildung sehen wir denn auch, wie diese verschiedenartige Größe bereits in der ruhenden Zelle vorhanden ist. Wir stehen also hier bei *Zoogonus* vor derselben Gesetzmäßigkeit, die ich früher (1902) für *Polystomum* formulieren konnte, daß die Größe der Centrosomen bei diesen Objekten der Größe der aus der Teilung entstehenden Zellen proportional ist. Hier liegt der Fall noch schöner als bei *Polystomum*, da die Differenz bei einer Richtungsteilung zu beobachten ist, bei der noch dazu die Spindel selbst das ganze Ei durchzieht. Außer bei diesen beiden Trematoden ist die gleiche Erscheinung nur noch bei einem Turbellar, *Mesostomum*, von BRESSLAU (1904), beobachtet. VEJDOVSKY und MRÁZEK geben in ihrer vorläufigen Mitteilung für *Rhynchelmis* (1898) zwar auch ähnliches an, erklären es aber in der ausführlichen Arbeit (1903) für nicht gesetzmäßig. Auf die Bedeutung dieser Erscheinung für die Erklärung der inäqualen Zellteilung werden wir dann später zurückkommen. Um diesen Abschnitt zu beschließen, sei noch gesagt, daß alles für die 1. Richtungsspindel Gesagte auch

diese durchaus als Einheit erscheinen, sie sind von einer besondern Schicht begrenzt, so daß sie bei Eisenhämatoxylinfärbung oft wie kleine Kerne erscheinen (Fig. 23). Schließlich kann aber auch das Verhalten der Centrosomen in den Furchungszellen nur in Boveri's Sinn gedeutet werden. In den Furchungszellen beginnen die Centrosomen auf dem Stadium der Tochterplatten, wie ja auch bei andern Objekten, sich bereits für den folgenden Teilungsschritt zu teilen. Das große kuglige Centrosom streckt sich in die Länge (Fig. 32), während im Innern das Centriol sich geteilt hat, im abgebildeten Fall die beiden Körnchen noch durch ein feines Fädchen verbunden sind. Während sich der Ruhekern ausbildet, rücken die beiden neuen Centrosomen, also beide in Form der großen kugligen Centrosomen Boveri's, an gegenüberliegende Punkte des Kerns und bleiben hier während der Zellruhe liegen (Fig. 31 nach einem schwach extrahierten Präparat). So wie hier abgebildet, findet man stets die Centrosomen ohne eine Spur von Strahlung oder Sphärensubstanz zwischen zwei Teilschritten dem ruhenden Kern anliegen. Dies paßt aber nur zu Boveri's Centrosomenbegriff.

Ich habe gesagt, daß ich den mir vorliegenden Fall in diesem Sinn deuten muß, bin aber überzeugt, daß wir uns nicht für jeden Fall auf diesen Begriff versteifen müssen. Ich werde späterhin gelegentlich der Besprechung des Reduktionsvorgangs und der inäqualen Zellteilung darauf hinzuweisen haben, wie die verschiedenartigsten Erklärungen in den verschiedensten Fällen zutreffen, wie die Natur dasselbe Ziel auf den verschiedensten Wegen erreicht. Und so scheint es mir auch mit den Centrosomen zu sein. Ein und dasselbe Gebilde kann sein Ziel auf die verschiedenste Weise erreichen. Das punktförmige Centrosom der Gewebezellen teilt sich einfach in 2, die auseinander rücken; das gleiche tut das kuglige Centrosom der Furchungszellen von *Zoogonus*, nur geht das Centriol mit der Teilung voraus. Prinzipiell das gleiche tut das Centrosom von *Diaulula* (MacFarland, 1897), nur wird ein Teil der Substanz des Muttercentrosoms verbraucht, um eine Centralspindel zu bilden. Ähnliches bietet die von Boveri (1901) beschriebene Reduktion des Echinodermencentrosoms und schließlich als komplizierteste Stufe die sozusagen doppelte Reduktion bei *Rhynchelmis* (Vejdovsky u. Mrázek, 1903). All dies scheint mir aber nur eine kontinuierliche Reihe steigender Komplikationen bei der Vermehrung der Centrosomen zu sein, die indessen auf der Höhe ihres Daseins, also im Äquatorialplattenstadium, stets gleicher Natur sind, Centrosomen im Sinne Boveri's.

Ei zurückgebliebenen Chromosomen ihre Umordnung beginnen. Um diese Zeit sehen wir im Spermakopf eine Veränderung beginnen, deren Anfangsstadium, von dem ich nur dieses eine Präparat besitze, in Fig. 18 abgebildet ist. (Die achromatische Figur ist in diesem Präparat wie auch in dem Fig. 21 abgebildeten schlecht erhalten.) Der stabförmige Körper hat 2 Knickungen erlitten, zeigt mehrere körnige Anschwellungen und deutet eine beginnende Auflockerung an. Diese ist denn auch mit dem Augenblick vollzogen, in dem die 2. Richtungsspindel ausgebildet ist: Der Spermakopf wandelt sich in diesem Stadium in richtige Chromosomen um, die genau denen der 2. Richtungsspindel in Größe und Form gleichen. Die einzelnen Chromosomen sind in jedem Fall im Totalpräparat wie im Schnitt auf das deutlichste zu unterscheiden und ihre Zahl mit 5, also der richtigen reduzierten Chromosomenzahl, festzustellen. Überaus deutlich ist es in dem genau nach dem Präparat wiedergegebenen Schnitt Fig. 19 (in Fig. 20 liegt er unterhalb der Eichromosomen und ist nicht mitgezeichnet), ebenso in den Totalpräparaten Fig. 21 u. 22 zu erkennen. Im Schnitt Fig. 23 sind sie mehrfach durchschnitten und erscheinen deshalb als zahlreiche Chromatinpartikel. Die gleiche Erscheinung zeigt uns schließlich das polysperme Ei Fig. 24, das auf dem Stadium der 2. Richtungsspindel steht und 3 Spermakerne enthält, deren jeder in seine 5 Chromosomen aufgelöst ist. Auch in diesem Stadium ist keine Spur von einem Spermacentrosom vorhanden. Auf die Bedeutung dieser in solchem Maße bisher einzig dastehenden Erscheinung will ich im allgemeinen Teil zurückkommen.

Nach der Bildung des 2. Richtungskörpers liegen im Eiplasma, in dem Centrosom und Strahlungen schnell verschwinden, 5 weibliche und 5 männliche Chromosomen vom gleichen körnigen Aussehen, die sich von nun ab völlig gleich verhalten. Jedes Chromosom wandelt sich in ein großes kernartiges Bläschen um, wie dies von zahlreichen Objekten seit BÜTSCHLI (1876) bekannt wurde (Fig. 25). Jedes Bläschen enthält ein lockeres Gerüst, dem feinste chromatische Partikelchen eingestreut sind, von denen ein größeres, stäbchenförmiges das Centrum einnimmt. Diese 10 kleinen Teilkerne erfüllen fast das ganze Ei und lassen deutlich eine Sonderung in 2 Gruppen erkennen. Wir können sie auch hier als Karyomeriten bezeichnen und sie denen vergleichen, die bei *Polystomum* in viel ausgesprochnerer Form auftreten (HALKIN, 1902; GOLDSCHMIDT, 1902) und seitdem auch bei *Gyrodactylus* (JANICKI, 1903; KATHARINER, 1904)

bei *Mesostomum* (Bresslau, 1904) und bei Dendrocölen (Mattiesen, 1904) beschrieben wurden. Jede dieser beiden Gruppen von Karyomeriten verschmilzt nunmehr zu einem einheitlichen stark gelappten Kern. Beide, die wir jetzt als die Befruchtungskerne ansprechen dürfen, legen sich dicht aneinander und erfüllen den größten Teil des Plasmas. In dem in Fig. 26 abgebildeten Präparat ist der Prozeß bereits etwas weiter vorgeschritten, die Lappenform der Vorkerne nicht mehr so ausgesprochen, ihr Volumen auch bereits etwas vermindert. Die Kopulationsebene der beiden Vorkerne entspricht der spätern 1. Furchungsebene. Beide Kerne verlieren nunmehr bedeutend an Volumen und werden zu noch dicht aneinander liegenden kugligen Vorkernen, die nunmehr denen der meisten andern Eizellen gleichen (Fig. 27).

In diesem Stadium ist zum erstenmal etwas vom Furchungscentrosom zu erkennen. Ich finde es, bereits im Begriff sich zu teilen, als kleine mit Eisenhämatoxylin gebräunte — in gleicher Weise auch im Totalpräparat nachweisbare — Kügelchen, die noch durch einen feinen Strang verbunden sind und sich jedes mit einer zarten Strahlung umgeben haben. Woher sie stammen, vermag ich nicht anzugeben. Sicher sind sie bis zu diesem Stadium morphologisch nicht nachweisbar, sonst hätten sie sich schwerlich der Beobachtung entziehen können. Daß sie jetzt erst in die Erscheinung treten, geht ja auch daraus hervor, daß sie im frühsten Teilungsstadium angetroffen werden. Eine Entscheidung darüber, ob sie vom Spermatozoon abstammen, ist in diesem Fall natürlich unmöglich. Wenn es auch nach Analogie mit dem meisten Bekannten wahrscheinlich ist, so ist es doch auch ebensogut möglich, daß sie jetzt erst de novo entstanden sind.

Schließen wir, um die Darstellung des Befruchtungsvorgangs zum Abschluß zu bringen, auch gleich die Ausbildung der 1. Furchungsspindel an. Während die beiden Centrosomen, die, wie bereits oben erwähnt, von ungleicher Größe sind, mit ihren Strahlungen an die Pole rücken, bildet jeder der Vorkerne 5 von Anfang an längs gespaltene Chromosomen, die sich dann in einer Äquatorialplatte zusammenordnen (Fig. 28). Während sich nun die Spindel völlig ausbildet und in ihrem Bau alles das erkennen läßt, was oben bei der 1. Richtungsspindel beschrieben wurde (Fig. 29), rücken die Spalthälften nach den beiden Polen auseinander. (Fig. 29, alle Chromosomen zufällig in Kantenansicht.) Fig. 30 zeigt schließlich das Stadium der Tochterplatten, das nichts Besonderes bietet. Die

1. Furchungsspindel liegt in der Längsachse des Eies, entsprechend dem Gesetz von O. HERTWIG. Eine Gesetzmäßigkeit in der Anordnung der beiden Pole besteht aber nicht, d. h. die bei der Teilung entstehende kleinere Zelle liegt bald auf der Seite der Hüllmembrankerne (Fig. 29, 30), bald auf der entgegengesetzten (Fig. 28).

C. Die Embryonalentwicklung.

Literatur: Die Embryonalentwicklung der Trematoden, d. h. die Entwicklung der Embryonen im Ei bis zum Ausschlüpfen der frei schwimmenden Larve, ist immer noch recht wenig bekannt, vor allem wegen der großen technischen Schwierigkeiten des Objekts. Die Grundlage unserer Kenntnisse liefert die Arbeit von SCHAUINSLAND (1883), deren Ergebnissen seitdem wenig Wesentliches zugefügt wurde. Dieser Forscher stellte vor allen Dingen die Entstehung einer Hüllmembran aus Furchungszellen fest, ferner die Ausbildung eines aus platten Zellen zusammengesetzten flimmernden Ektoderms. Erwähnenswert sind seitdem nur LEUCKART's (1894) Darstellung der Entwicklung des Leberegels, die von LOOSS (1894) über die Embryonen der *Bilharzia*, LOOSS' (1892) Darstellung der Entwicklung des *Amphistomum subclavatum* sowie die genaue Schilderung des Embryos von *Distomum hepaticum* von COE (1896), ferner einige Angaben von MONTICELLI (1892) über die erste Entstehung der Hüllmembran bei *Cotylogaster michaelis*. Für die ganz andere Verhältnisse bietenden monogenetischen Trematoden liegen aus neuester Zeit die Untersuchungen von HALKIN (1902), GOLDSCHMIDT (1902 b) und KATHARINER (1904) vor.

Für die Darstellung kann man die Entwicklung in drei Perioden teilen, die ziemlich gut gegeneinander abgegrenzt sind. 1. Die Furchung und Bildung der primären Keimblätter, eine Periode, in der der Embryo nur wenig an Größe zunimmt, 2. die Sonderung des Organmaterials, eine ebenfalls durch mäßiges Wachstum ausgezeichnete Periode, in der das Zellenmaterial für die anzulegenden Organe gewissermaßen geordnet wird, und 3. die Differenzierung der Organe und die Bildung des Miracidiums, die Hauptwachstumsperiode.

1. Erste Periode: Die Furchung und Bildung der primären Keimblätter.

Die 1. Furchungsspindel liegt, wie schon erwähnt, entsprechend der HERTWIG'schen Regel in der Längsachse der Eizelle. Bei der Teilung dieser entstehen dann 2 ungleich große Zellen, wie nach der ungleichen Größe der Centrosomen jener Spindel bereits zu erwarten war. Während diese 1. Furchungsteilung vor sich geht, geben auch die beiden Hüllmembranzellen ihre polständige

Lage auf und wandern an zwei gegenüberliegende Punkte der 1. Furchungsebene, wo sie während der weitern Furchungsvorgänge auch liegen bleiben (Fig. 34). (Wenn jetzt von den Hüllmembranzellen die Rede ist, so bezieht es sich auf die Kerne mit der geringen sie begleitenden Plasmaansammlung; die membranartige Ausbreitung dieser Zellen, die den Embryo umhüllt, bleibt während der ganzen Embryonalentwicklung unverändert erhalten. In den Figuren der Taf. 8 sind die Hüllmembrankerne stets rot angegeben.) Der nächste Furchungsschritt besteht in einer Teilung der größern der beiden Furchungszellen, wieder in eine größere und eine kleinere. Die 3 Furchungszellen liegen in einer Reihe hintereinander (Fig. 34), die 3. ist beträchtlich kleiner als die beiden andern. Sie unterscheidet sich von ihnen auch in ihrer Bestimmung wesentlich, denn sie nimmt nicht weiter am Aufbau des Embryos teil, sondern geht in die Bildung der Hüllmembran ein. Wir wollen ihr Schicksal deshalb auch gleich hier erledigen. Auf einem Furchungsstadium von 6 Zellen löst sich diese Zelle, die sich nicht weiter geteilt hat, aus dem Verband der übrigen los und tritt in die Hüllmembran über (Fig. 35 *hmz*), dieser neues Material zuführend. Sie verschmilzt so vollständig mit ihr, daß sie weiterhin als Bestandteil dieser erscheint. Der Kern macht hier in der Hüllmembran noch eine Teilung durch, und jetzt hat diese ihren definitiven 4zelligen Zustand erreicht. Die ganz verschiedenartige Herkunft der 4 Kerne bleibt aber auch weiterhin deutlich an deren Struktur kenntlich. Die beiden ursprünglichen dem Dotterstock entstammenden Hüllmembran-Zellkerne behalten stets ihr dichtes chromatisches Gerüst und ihre starke Färbbarkeit, während die aus der 3. Furchungszelle hervorgegangenen Kerne viel größer werden, blasig sind und das Chromatin im wesentlichen in Gestalt eines großen Nucleolus enthalten (z. B. Fig. 38, 39). Die größere Zahl dieser Kerne, meist drei, sammeln sich während der spätern Embryonalentwicklung gewöhnlich am Vorderende des Embryos in der Hüllmembran an (Fig. 38—41). Wenn das Miracidium nahezu ausgebildet ist, verfallen sie schließlich einer Degeneration, erscheinen platt gedrückt, die Kernmembran gefaltet, die kleinen primären Hüllmembrankerne oft nur als homogene chromatische Brocken.

Kehren wir wieder zur Furchung zurück, so können wir uns über deren weitern Verlauf sehr kurz fassen. Man kann zwar die einzelnen Furchungsschritte bis zu einem Stadium von etwa 12 Zellen gut verfolgen. Ich halte es aber für überflüssig, Abbildungen davon

zu geben oder sich mit der Beschreibung des Details aufzuhalten, da eine Beziehung zu den spätern Differenzierungen im Embryo, eine prospektive Potenz der Furchungszellen, nicht festzustellen ist. Das Detail der Furchung bietet auch nicht etwa wie bei *Polystomum* durch die merkwürdige Selbständigkeit der Furchungszellen Interesse. In Fig. 35 sei als einziges Beispiel ein Sechszellenstadium wiedergegeben, dessen sämtliche Zellen sich in Teilung befinden. Die Furchung führt zu einem Haufen von etwa 12 Zellen, die zu einem einschichtigen, als Morula zu bezeichnenden Haufen zusammenlagern. Die länglich eiförmige Gestalt des Ganzen ist durch die Hüllmembran gegeben. Die Zellen dieses Stadiums sind übrigens durchaus nicht gleichartig, sind vielmehr von sehr verschiedener Größe und auch nach dem Bau ihrer Kerne zu unterscheiden. Während die großen Zellen große blasige chromatinarme Kerne mit einem einzigen großen Nucleolus besitzen, zeigen die kleinern stark färbbare Kerne mit dichtem chromatischem Gerüst.

Nunmehr beginnt die Bildung der primären Keimblätter in sehr einfacher Weise vor sich zu gehen. Von einer der eben erwähnten größern Zellen spaltet sich durch eine perikline Teilung — dieser in der Botanik vorwiegend angewandte Ausdruck ist sehr geeignet — eine große Zelle ab, Fig. 36 *iz*, die nunmehr das Centrum des Embryos einnimmt und als primäre Entodermzelle anzusprechen ist. Wenn wir es mit andern Objekten vergleichen wollen, können wir dieses Stadium als Planula auffassen. (Übrigens sei auch die Dicyemiden-Ähnlichkeit hervorgehoben.) Indem diese primäre Entodermzelle sich in 2 hintereinander liegende Zellen teilt — in Fig. 36 findet sich der Kern bereits in einem typischen Spiremstadium —, ist die Bildung der primären Keimblätter vollzogen. Ein aus 2 Zellen bestehendes Entoderm wird von einer Schicht kubischer Ektodermzellen umgeben, die sich ihrer Größe und ihrem Bau nach als verschiedenwertig erweisen (Fig. 37).

Es ist bereits gesagt, daß der Embryo bis zu diesem Stadium fast gar kein Wachstum aufweist. Dagegen erscheint er um diese Zeit in den Präparaten außerordentlich intensiv gefärbt, was besonders im ganzen Tier oder im isolierten Uterus — am lebenden Tier läßt sich diese Präparation ganz gut ausführen — hervortritt und auch bereits Looss aufgefallen war. Es rührt dies zum Teil daher, daß um diese Zeit das Plasma Kernfarbstoffe gieriger annimmt, zum Teil auch von der dichten Lagerung der Kerne in dem immerhin recht kleinen Ei. Sodann aber wird dies durch große

chromatische Kugeln hervorgerufen, die in mehr oder minder großer Zahl sich während dieser Entwicklungsperiode zwischen den Zellen des Embryos (Fig. 37 *k*) finden. Sie täuschen leicht kleine Kerne vor, sind jedoch als Stoffwechselprodukte aufzufassen. Ich vermag allerdings nicht zu entscheiden, ob es Nahrungstropfen sind, die, von der Uteruswand stammend, durch die Hüllmembran in den Embryo gelangen und hier zwischen die Zellen aufgenommen werden, oder ob es umgekehrt Excretkörper sind. Ich neige aber ersterer Ansicht zu, da sich Excretsubstanzen erst viel später in der Hüllmembran ansammeln. Genau die gleichen Dinge sind mir auch aus der Entwicklung des *Polystomum* bekannt und scheinen sich auch bei andern Distomen zu finden. Wenigstens glaube ich die Angaben von Looss (1892) für *Amphistomum* nach seinen Abbildungen so deuten zu müssen. Dieser Forscher beschrieb nämlich, daß in gewissen Entwicklungsstadien die Kerne der Dotterzellen aus diesen auswandern und dann vom Embryo aufgenommen werden. Jedenfalls handelt es sich auch dort um solche Nahrungskugeln, die außerordentlich kernähnlich aussehen.

2. Zweite Periode: Die Sonderung des Organmaterials.

Nachdem die primären Keimblätter angelegt sind, beginnt aus den vorhandenen Zellen sich das Material für die Bildung der Organe zu sondern; denn anders kann man die folgenden Vorgänge nicht bezeichnen, bei denen jede Faltung oder Einstülpung fehlt, jede Zelle, sozusagen, auf eigne Faust arbeitet. Es wurde bereits gesagt, daß die Zellen des Ektoderms nicht gleicher Art sind. Man unterscheidet größere Zellen mit blasigen chromatinarmen Kernen (Fig. 37 *grz*) von kleinern mit chromatischen Kernen und auch stärker färbbarem Plasma (*klz*). Bei genauem Studium der ganzen Embryonen — Fig. 32 stellt, wie auch die andern Abbildungen der Tafel, einen optischen Schnitt durch einen Embryo dar — erkennt man, daß die größern Zellen stets in bestimmter Zahl, nämlich 9, auftreten. Diese 9 Zellen teilen sich nicht mehr weiter, sie bilden in dieser konstanten Zahl später die Epidermis des Embryos. Die weitere Zellenvermehrung ist an die beiden Entodermzellen wie an die kleinen Zellen des Ektoderms geknüpft. Die erstern vermehren sich auf mitotischem Weg zu 10—11 Zellen, die als dichter Haufen das Centrum des unbedeutend gewachsenen Embryos einnehmen. Die großen kugligen, mit einem großen chromatischen Nucleolus ausgestatteten Kerne liegen so dicht gedrängt, daß in

dem Zellenhaufen Zellgrenzen nicht zu erkennen sind. Gleichzeitig machen nun die kleinen Zellen des Ektoderms zahlreiche perikline Teilungen durch, durch die sie kleinzelliges Material zwischen Entoderm und Ektoderm einschieben. Es geschieht dies vor allem an den beiden Polen des Embryos, während dazwischen das Entoderm in direktem Kontakt mit dem Ektoderm bleibt. Während diese Aufteilung in kleinzelliges Material vor sich geht, wachsen die 9 Epidermiszellen in die Breite, und indem alle die kleinen Zellen in die Tiefe geschoben werden, schließen sie zu der aus 9 großen platten Zellen gebildeten Epidermis des Embryos zusammen. Nur an einer Stelle, dorsal, aber nicht in der Mittellinie, sondern ein wenig nach rechts verschoben, bleiben dicht beieinander 2 oder 3 kleine Zellen innerhalb der Epidermis liegen (Fig. 38*z*). Auch die 9 Epidermiszellen sind bereits jetzt nicht ganz gleichartig; es bleibt vielmehr eine von ihnen, die genau das Vorderende des Embryos bezeichnet, annähernd kubisch und deutet so schon eine Besonderheit an.

Der Embryo hat nunmehr bereits ein ganz charakteristisches Aussehen. Der eiförmige Körper ist von einer fast einheitlichen Lage von 9 großen Zellen mit blasigen Kernen abgegrenzt, zwischen denen nur an einer Stelle dorsal und rechts, also unsymmetrisch, 2—3 keine Zellen liegen. Die Mitte des von dieser Epidermis umschlossenen Raums wird von einem Haufen von etwa 10 gleichförmigen Entodermzellen ausgefüllt, und vorn und hinten findet sich eine Masse ebenfalls gleichförmiger kleiner Zellen mit dicht gedrängten stark chromatischen Kernen (Fig. 38 *hiz*). Hier und da finden sich zwischen diesen Zellen noch die erwähnten stark färbbaren Nahrungskugeln. Das Bild, das der Embryo auf diesem Stadium bietet, entspricht annähernd dem in Fig. 38 wiedergegebenen, das einen nur ein wenig weiter entwickelten Embryo darstellt, indem bereits in der vordern Zellengruppe eine Differenzierung begonnen hat.

In der vordern Gruppe von kleinen Zellen — ich gebrauche absichtlich diesen indifferenten Ausdruck, da ich den Begriff des Mesoderms hier nicht für angebracht halte — beginnt zuerst eine weitere Sonderung einzutreten. Eine Anzahl, gewöhnlich 6 größere Zellen mit größern Kernen, legen sich zu einem einheitlichen Strang zusammen, dessen Zellen in 2 Reihen zu je dreien angeordnet sind. Der Strang zieht in gerader Linie vom Vorderende des Embryos bis zur Entodermmasse und stellt die Anlage des Vorderdarms dar (Fig. 38 *oes*). Der Rest der hier liegenden Zellen, ausgezeichnet durch kleine und stark chromatische Kerne, ordnet sich dorsal am

Vorderende des Strangs so an, daß man eine mittlere und 2 seitliche Massen abgrenzen kann (Fig. 38 *vdd*). Aus der mittlern Zellengruppe entstehen dann später Drüsenzellen, die den Mund umgeben, aus den beiden seitlichen gehen Muskeln hervor, die das Vorderende zurückziehen. Die Sonderung dieser Organe ist auf dem nicht viel ältern Stadium, das Fig. 39 von der linken Seite gesehen darstellt, noch weiter fortgeschritten. Wir sehen dorsal über dem strangförmigen Vorderdarm die Gruppe der spätern Munddrüsenzellen liegen (*mdd*), ventral und seitlich einen Strang (*retr*), der sich weiterhin zu den Retraktoren differenziert. (In der Zeichnung ist nur einer, der linke, sichtbar.) Am Vorderende sehen wir ferner zwischen der erwähnten mehr kubischen Epidermiszelle und der nächstfolgenden ventralen einen feinen Spalt entstehen, die Stelle der spätern Mundöffnung.

Auch im Entoderm beginnt jetzt eine Differenzierung in 2 Zellengruppen deutlich zu werden. 4 oder 5 vorn gelegene Zellen schließen sich zu einem einheitlichen Körper zusammen, der in einer einheitlichen Plasmamasse ohne Zellgrenzen die großen kugligen Kerne enthält, die sogleich durch ihren großen Nucleolus und den Mangel an einem Kerngerüst auffallen. Dieser Körper (Fig. 39 *da*) stellt den verdauenden Darmabschnitt, den Mitteldarm, dar. Er tritt auch am lebenden Embryo deutlich durch stärkere Lichtbrechung und einen gelblichen Ton hervor, hervorgerufen durch feine lichtbrechende Körnchen, die dem Plasma eingelagert sind. Die übrigen Entodermzellen gruppieren sich gewöhnlich paarweise, indem je 2 der großen Kerne mit deutlichem chromatischem Gerüst sich mit einem schmalen Plasmasaum umgeben (Fig. 39 *uk*). Diese Zellen sind nichts anderes als die Urgeschlechtszellen, die Keimballen der Autoren.

Auch in der hintern Masse von kleinen Zellen hat sich jetzt eine Sonderung in 2 Gruppen vollzogen, eine vordere mit größern, eine hintere mit kleinen chromatischen Kernen. Letztere schmiegt sich als schmales Band dem Hinterende der Epidermis an und ist die Anlage des Excretionsapparats (Fig. 39 *ex*). Erstere schiebt sich in Hufeisenform zwischen Epidermis und Entoderm ein (Fig. 39 *og*) und bildet die Anlage eines mir rätselhaften Organs, das im fertigen Miracidium besonders stark hervortritt. Um das Bild dieses Stadiums zu vervollständigen, sei noch hinzugefügt, daß auch die beiden kleinen Zellen innerhalb der Epidermis noch ihre Lage beibehalten haben. Da sie etwas seitlich liegen, sind sie in Fig. 39 nicht zu sehen. Damit ist diese Periode abgeschlossen, das Zellenmaterial für alle

Organanlagen ist gesondert und braucht sich nur zu den Organen umzugestalten. Zellteilungen, die bereits am Schluß dieser Periode sehr selten waren, treten jetzt gar nicht mehr auf.

3. Dritte Periode: Die Ausbildung des Miracidiums.

In dieser letzten Periode wächst der Embryo bedeutend heran und zwar wohl nur durch Flüssigkeitsaufnahme. Während vorher der von der Epidermis umschlossene Raum mit dicht gedrängtem Zellenmaterial ausgefüllt war, bildet sich jetzt zwischen jener und den Organen eine Leibeshöhle aus. Die Epidermis hat ihren Bau, die Zusammensetzung aus 8 platten Zellen, die in Fig. 42, dem Oberflächenbild eines reifen Miracidiums, deutlich zu sehen sind, nicht verändert. Die 9., das Vorderende einnehmende, Epidermiszelle tritt jetzt deutlich hervor, indem sie sich an ihrem vordersten Ende rüsselartig verlängert und über die ventral liegende Mundöffnung sich vorwölbt (Fig. 40 *rz*). Die Form dieser Rüsselzelle tritt besonders deutlich bei Betrachtung von der Dorsalseite hervor (Fig. 41 *rz*) und ist am ehesten mit einer Kürbisflasche zu vergleichen. Innerhalb des verschmälerten Teils ist eine zarte Längsstreifung zu erkennen, die von feinen muskulösen Fibrillen herrührt. Am lebenden Objekt kann man sehr schön die Bewegungen dieses Rüssels beobachten, der oft zu einer feinen Spitze ausgezogen wird.

Ventral von der Rüsselzelle bricht die spaltförmige Mundöffnung durch (Fig. 40), an die sich der Vorderdarm anlegt. Er hat noch dieselbe Strangform und besteht aus den besprochenen 2 Reihen von je 3 Zellen. Er ist jetzt mit dem verdauenden Mitteldarm verwachsen, der zunächst noch als kugliges Gebilde der dorsalen Körperwand genähert ist (Fig. 40 *da*), später aber mehr polygonal erscheint und dann durch zipflige Fortsätze sich an der Epidermis festheftet (Fig. 41 *da*). Von den erwähnten beiden Gruppen von kleinen Zellen, die das Vorderende des Embryos einnahmen, legt sich die dorsale ringförmig um den Oesophagus dicht hinter der Mundöffnung, und die Zellen, etwa 6 an Zahl, wandeln sich in birnförmige Drüsenzellen um (Fig. 40 *mdr*). Die Zellen der andern Gruppe, die schon vorher rechts und links einen Strang bildeten, differenzieren sich zu einer Anzahl Muskelzüge (Fig. 40 *mu*), die von der Rüsselzelle nach der Körpermitte ziehen und das ganze Vorderende zurückziehen können. Die Urgeschlechtszellen (*ukz*) zeigen weiter keine Entwicklung, bilden also nicht, wie z. B. bei *Distomum hepaticum*, bereits im Miracidium junge Embryonen aus.

Im Hinterende wandelt sich die erwähnte bandförmige Anlage (Fig. 39 *ex*) in das Wassergefäßsystem der Larve um. Von einem unpaaren Abschnitt, der hinten mit der Epidermis in Zusammenhang bleibt, sondern sich 2 nicht weit nach vorn ziehende Schenkel. Der unpaare Abschnitt bildet eine Art von Excretionsblase (Fig. 40 *ebl*), die beiden Schenkel höhlen sich zu Wassergefäßen aus; aber nur an dem blinden Ende des einen, ein wenig längern, ist eine Wimperflamme nachzuweisen (Fig. 41 *fl*). Es ist dies gegenüber den Beobachtungen an andern Miracidien entschieden merkwürdig, ich konnte aber mit bestem Willen am lebenden Objekt nie mehr als eine unsymmetrische Wimperflamme entdecken. Abweichend von andern Trematoden, besonders *Distomum hepaticum*, ist ja auch die unpaare Ausmündung am Hinterende mittels einer Excretionsblase, während dort 2 getrennte Kanäle jederseits an der Seite des Körpers ausmünden. In die Bildung dieses Excretionsapparats gehen übrigens nicht sämtliche Zellen der bandförmigen Anlage ein. Einige wenige, höchstens drei, lösen sich vielmehr los und werden zu spindelförmigen Parenchymzellen, die sich der Epidermis dicht anlegen (Fig. 40 *pa*).

Wir haben nunmehr noch jener hufeisenförmigen Gruppe relativ großer Zellen zu gedenken, die sich hinter dem Entoderm fand (Fig. 39 *og*). Diese bildet sich zu einem bedeutenden Körper um, in dessen plasmatischer Masse die Kerne dicht gedrängt ohne erkennbare Zellgrenzen liegen. Der Körper sondert sich in einen dorsalen und ventralen Schenkel (Fig. 41 *og* u. og_1), wird also, sozusagen, ringförmig und faßt dann gewöhnlich eine Gruppe von Keimzellen zwischen sich (Fig. 41). Nach vorn und hinten, ventral wie dorsal, befestigt er sich mit zipfelförmigen Fortsätzen, die weit nach vorn reichen können, an der Epidermis. Wie gesagt, weiß ich über die Bedeutung dieses Organs nichts zu sagen. In meiner vorläufigen Mitteilung hatte ich es als Excretionskörper zu dem Excretionsorgan gerechnet. Inzwischen habe ich mich aber überzeugt, daß es von diesem völlig unabhängig ist. Denkbar wäre, daß es die Grundlage für die Entstehung weiterer Keimzellen bilde; dagegen spricht aber einmal die Form, sodann aber die Unwahrscheinlichkeit, daß diese aus ganz verschiedenen Anlagen, um nicht zu sagen verschiedenen Keimblättern, entstehen. Schließlich könnte man an das Nervensystem denken, wofür die Form des Organs etwas spräche. Merkwürdig wäre aber dann die Lage im Hinterende des Embryos wie die Größe der ganzen Bildung und die gemeinsame Entstehung mit dem Excretionsorgan. Sodann glaube ich ein anderes Gebilde

als Ganglion der Larve ansehen zu müssen. Wenn die Ausbildung des Miracidiums beginnt, wandern die erwähnten 2 oder 3 Zellen, die innerhalb der Epidermis lagen (Fig. 38 *z*) aus dieser aus und liegen nun als ein bohnenförmiger Körper dicht unter der Epidermis dorsal und etwas nach rechts verschoben vom Darm (Fig. 40 *g*). Ich glaube hierin das larvale Ganglion sehen zu sollen, wenn auch auf Schnitten nichts von einer Punktsubstanz nachzuweisen ist. Da unserm Miracidium kein Augenfleck zukommt, so fehlt der wichtigste Anhaltepunkt für die Lage des Nervensystems. Ich muß also vor der Hand auf eine Deutung jenes Organs verzichten, bis sich sein weiteres Schicksal feststellen läßt. Dazu wäre es nötig, den Zwischenwirt aufzufinden, was mir aber noch nicht gelang.

Es ist nur noch wenig hinzuzufügen, um den Bau des fertigen Miracidiums zu erschöpfen. Nachdem alle diese Differenzierungen nahezu vollendet sind, tritt auf der ganzen Körperoberfläche ein gleichmäßiges Flimmerkleid von langen Wimpern auf, die lebhaft schlagen. Auf den den Abbildungen zu Grunde liegenden gefärbten Präparaten ist nichts mehr davon zu sehen, dagegen sieht man die Wimpern außer am lebenden Objekt sehr schön an Eisenhämatoxylinschnitten. Der ganze Embryo ist außerordentlich beweglich und elastisch, und im herauspräparierten Uterus kann man oft mit zusehen, wie er sich innerhalb der Hüllmembran herumdreht, so daß das Vorderende da liegt, wo vorher das Hinterende war. Die Hüllmembran ist am einen Ende gewöhnlich sackartig ausgebuchtet und enthält hier eine in frischem Zustande stark lichtbrechende Detritusmasse (Fig. 42 *detr*), wohl Excretprodukte des Miracidiums. Das reife ins Wasser gelangte Miracidium sprengt schließlich die Hüllmembran und schwimmt lebhaft umher.

III. Allgemeiner Teil.

Es sollen nunmehr einige Punkte aus den vorstehend geschilderten Tatsachen, die mir allgemeinern Interesses wert erscheinen, kurz im Zusammenhang besprochen werden, und zwar beginne ich mit den Beziehungen von

A. Dotterkern und Spiremstadium.

Die neuern Untersuchungen über die Vorgänge der Eireifung der Metazoen haben uns vor allem gelehrt, daß in der langen Ruhe- resp. Wachstumsperiode, die den Reifeteilungen vorangeht, im Kern

wie im Plasma der Eizelle wichtige Veränderungen vor sich gehen, die zu einer völligen Umgestaltung der Organisation führen. Die Untersuchungen über diese morphologischen Veränderungen sind vor allem an die Namen Rückert (1892), Born (1894), Carnoy u. Lebrun (1897) geknüpft. Auf die umfangreiche Literatur über den Gegenstand brauche ich nicht weiter einzugehen, da sie neuerdings von Lubosch (1902) zusammengefaßt wurde. Zur Orientierung dienen außer den erwähnten die Arbeiten von Fick (1899), v. Winiwarter (1900), Giardina (1901). Im allgemeinsten geht aus allen diesen Untersuchungen hervor, daß in jener Entwicklungsperiode der Eizelle das Chromatin des Kerns eine bedeutende Umgestaltung erfährt. Es treten z. B. verschiedene Generationen chromatischer Nucleolen auf, die unter den merkwürdigsten Verwandlungen wieder verschwinden, bis das Material für die Reifungschromosomen herausgearbeitet ist (Amphibien). Oder aber es finden außerdem besondere Zusammenziehungen des Kerninhalts statt, die man dem Synapsisstadium der Spermatogenese verglich (Insecten, Säugetiere), oder es bleibt ein Spiremstadium erhalten, dessen chromatisches Material die merkwürdigsten Umwandlungen durchmacht (Selachier). Hand in Hand mit diesen Vorgängen gehen Veränderungen im Plasma, Auftreten besonderer Substanzen, die mit der Dotterbildung zusammenhängen, das Auftreten von Chondromiten, wie es kürzlich aufs schönste bei *Cynthia* von Bluntschli (1904) nachgewiesen wurde, oder die Bildung eines Dotterkerns. Ein Verständnis für diese Erscheinungen konnte bisher noch nicht erlangt werden. Man hat sie in Analogie mit vegetativen Prozessen anderer Zellen mit der Dotterbildung in Zusammenhang gebracht, hat die beiden Vorgänge aber auch als nur nebeneinander herlaufend angesehen, hat sogar hier das Wesentliche der Chromatinreduktion finden wollen. Eine ganz abweichende Auffassung ist neuerdings von Lubosch (1902) formuliert worden. Nach ihm wird bei Beginn der Wachstumsperiode durch außergewöhnliche Nahrungszufuhr eine Kernteilung ausgeschaltet, und das Chromatin bleibt auf dem Spiremstadium stehen. „Da jede Zellteilung sonst eine Vermehrung des Chromatins bedingt, so bedeutet die Ausschaltung der Teilung einen Verlust an Chromatin für den Kern, während zugleich die gestörten Ernährungsverhältnisse seiner Umgebung auf ihn einwirken." Zum Zweck der Ernährung des Chromatins detachieren sich besondere Elemente, nehmen an der Peripherie von außen neue Stoffe auf und fügen sie nach bestimmten Umwandlungen dem Chromatin in fädiger Form neu zu. Der

Funktion nach habe ich somit am Chromatin das Idiochromatin und das Trophochromatin unterschieden, die für gewöhnlich in den Chromosomen vereinigt sind, sich aber dann trennen, wenn die Erbmasse unter schlechtere Ernährungsbedingungen gestellt ist, so daß die trophochromatische Substanz dann gleichsam als Lunge des Keimbläschens tätig wäre." „Stoffwechselprodukte des Kerns, Abspaltungsprodukte der Nucleïnsäure treten in gelöstem Zustand ins Cytoplasma, um zur Dotterbildung verwendet zu werden." Die beiden Substanzen des Zellkerns erscheinen nur während der Eireifung getrennt und vereinigen sich dann wieder.

Ich selbst bin zu ganz andersartigen Anschauungen über diese Vorgänge gelangt, die mir in den hier vorliegenden Beobachtungen an *Zoogonus* eine weitere Stütze zu finden scheinen. Ich habe vor kurzem im Anschluß an Untersuchungen an lebhaft funktionierenden Gewebezellen und in Übereinstimmung mit SCHAUDINN's jüngster Auffassung der Protozoenzelle eingehend ausgeführt (GOLDSCHMIDT, 1904), daß wir die tierische Zelle als prinzipiell doppelkernig auffassen müssen, eine Organisation, die in der verschiedensten Weise zum Ausdruck kommt. Da es sich um einen somatischen und propagatorischen Kern handelt oder diesen entsprechende Kernsubstanzen, so tritt diese Trennung vor allem in lebhaft funktionierenden Zellen zutage. Solche sind aber auch die Eizellen im Wachstumsstadium und während der Dotterbildung. In die Reduktionsteilungen wie in die Befruchtungsvorgänge geht nun nur der die Vererbung bedingende Kern resp. sein Chromatin, das Idiochromatin von LUBOSCH, ein. Den Reifungsteilungen muß also bei Samen- wie bei Eizellen eine Trennung der beiden Kernarten vorangehen. In der Samenreifung geschieht dies durch Bildung von Mitochondrien und Nebenkern, wie in jener Arbeit näher ausgeführt ist, bei der Eireifung sind es jene hier besprochenen Vorgänge, die die Trennung herbeiführen. Alle bisher bekannt gewordenen Tatsachen scheinen mir in Übereinstimmung mit dieser Auffassung zu stehen. Machen die betreffenden Eizellen gleichzeitig eine lebhafte Dotterbildung durch, so werden die Vorgänge besonders klar, weil dann der somatische Kernteil in seiner typischen Funktion in die Erscheinung tritt.

Die Wachstumsvorgänge beginnen gewöhnlich mit einem Spiremstadium, das außerordentlich lang anhält. Man nimmt gewöhnlich an, daß es das Spirem der letzten Ovogonienteilung sei, ohne, mit wenigen Ausnahmen, dies direkt beobachten zu können. Auch bei *Zoogonus* zeigen alle jungen Ureier ihre Kerne in diesem Stadium,

ohne daß Beziehungen zur Teilung zu finden wären. Ich glaube auch gar nicht, daß solche vorhanden sind, sondern bringe das Spirem mit Stoffwechselvorgängen in Beziehung. Es sind ja genügend Fälle bekannt, in denen der Zellkern während der Zellfunktion das Chromatin in Form eines Spirems oder sogar von Chromosomen zeigt (Verdauende Zellen von Drosera nach Huie [1897]). Während des Spiremstadiums geht, wenn ein solches lange anhält, die Trennung der beiden Kernanteile vor sich. Ist dies richtig, so muß mit Beendigung des Spiremstadiums somatischer und propagatorischer Kern gesondert in die Erscheinung treten. Und in der Tat, sobald das Spirem verschwindet, wird auch auf der Kernoberfläche die chromatische Substanz ausgeschwitzt, die sich später zum Dotterkern verdichtet. Nun beginnt das Wachstum der Eizelle, gefördert durch die Anwesenheit des somatischen Kerns in verteilter Form im Plasma. Der Kern, dessen Chromatin in die typische Ruheform des Keimbläschens übergeht, enthält jetzt nur noch Idiochromatin, den propagatorischen Kernanteil, der ohne Rest später in die Reifungschromosomen aufgeht.

Daß die angenommene Trennung während des Spiremstadiums sich auch in dessen Struktur ausprägen muß, unterliegt keinem Zweifel. Es fällt auch sofort das bürstenartige Aussehen des Spiremfadens auf. Zur genauen Verfolgung der Vorgänge ist jedoch das Objekt zu klein. Sie liegt uns aber für das Selachier-Ei von Rückert (1892) vor, dessen interessante Ergebnisse die bedeutende Aktivität während dieses Stadiums beweisen.

In gleicher Weise sind die Nucleolengenerationen des Amphibien-Eies zu deuten, die hier das dauernde Spiremstadium vertreten. Lubosch traf hier sicher mit der Unterscheidung von Idiochromatin und Trophochromatin den Kern der Sache. Die oben skizzierten weitern Vorstellungen, die er daraus ableitet, scheinen mir aber nicht haltbar. Wenn Lubosch es auch leugnet, so liegen doch genügende Angaben vor, die einen Austritt von geformten Substanzen aus dem Kern in das Plasma während jener kritischen Periode beweisen. Insbesondere liegen solche Angaben in Menge für funktionierende Drüsenzellen vor (s. Montgomery [1899]), die ohne weiteres mit Eizellen in Dotterbildung zu vergleichen sind. Für das Prinzip der Auffassung wird aber auch nichts geändert, wenn der Durchtritt der trophochromatischen Substanz in gelöster Form erfolgt und dann erst im Plasma wieder als Dotterkern etc. niedergeschlagen wird. Idio- und Trophochromatin vereinigen sich eben später nicht wieder,

die Umwandlungsprozesse führen die dauernde Trennung der beiden, die Doppelkernigkeit repräsentierenden Substanzen herbei, sie arbeiten die reine Vererbungskernsubstanz heraus, die dann in irgend einer Form bis zu den Reifungsteilungen ruht, während das Material des trophischen Kerns ins Plasma geschafft wird, um hier dessen Riesenwachstum (s. Insecten-Ei) und der Dotterbildung vorzustehen. Analog andern lebhaft funktionierenden Zellen verteilt sich dann die betreffende Kernsubstanz unter der Form eines Chromidialapparats und verbraucht sich während der Dotterbildung. Wird gar kein Dotter gebildet, wie z. B. hier bei *Zoogonus*, dann erhält sich der trophische Kern als Dotterkern (und hier auch die ihm zugehörenden Stäbchen) bis zum Beginn der Embryonalentwicklung unverändert. Es ist schließlich auch der Fall denkbar und, glaube ich, auch verwirklicht, daß die Trennung bis zu den Reifungsteilungen innerhalb des Kerns nur vollzogen bleibt. Es geht dann nur ein Teil des Chromatins in die Reifungschromosomen ein, das Idiochromatin, ein Teil gelangt ins Plasma, um dort zu Grunde zu gehen, das Trophochromatin. So deute ich z. B. den sog. Nucleolus des *Myzostoma*-Eies. Wir halten also auch auf Grund der Erfahrungen an *Zoogonus* daran fest, daß alle jene merkwürdigen Erscheinungen, die die heranwachsende Eizelle zeigt, Spiremstadium wie Nucleolengenerationen, Mitochondrien und Dotterkernbildung, alle der Ausdruck ein und derselben Organisationsgesetzlichkeit der tierischen Zelle, der Doppelnatur des Zellkerns, sind.

B. Der Reduktionsvorgang.

Der Reduktionsvorgang, wie er hier für die Eireifung von *Zoogonus* geschildert wurde, ist von solcher schematischer Einfachheit, daß man zunächst stutzig wird und an der Richtigkeit der Beobachtungen zweifeln möchte. Denn soviele Modifikationen dieser Vorgänge bisher beschrieben wurden, niemals noch wurde meines Wissens ein klarer Reduktionsvorgang bekannt, der ohne Komplikationen dem von WEISMANN auf Grund theoretischer Überlegungen geforderten Schema entspräche.[1]) Und doch kann an der Richtigkeit meiner durch zahlreiche Präparate aller Stadien belegten Beobachtungen kein Zweifel sein. Es genügte allein schon das Anfangsstadium

1) Zusatz bei der Korrektur. Kürzlich veröffentlichte H. PRANDTL (in: Biol. Ctrbl. 1905) eine vorl. Mitt. über im hiesigen Institute ausgeführte Untersuchungen, die auch bei einem Infusor, *Didinium*, den gleichen primitiven Reduktionsvorgang ergaben.

und das Endresultat, um mit Notwendigkeit den Vorgang so zu erschließen, wie er auch wirklich beobachtet wurde. Die längs gespaltenen Chromosomen aa bb cc dd etc. werden in der 1. Reifungsteilung in a b c d . . . . a b c d . . . . verteilt, und in der 2. dann a c . . . . von b d . . . . getrennt, in der 2. Reifungsteilung also wirklich ganze Chromosomen getrennt. Es ist gewiß merkwürdig, daß der Vorgang in dieser Einfachheit so selten aufzutreten scheint. Bei Trematoden scheint er allerdings auch sonst so vorzukommen, wie ich aus meinen allerdings nicht lückenlosen Beobachtungen an *Polystomum* schließe. Wie in so vielen andern Fällen, so sind eben auch hier die Mittel, mit denen in der Natur ein und dasselbe Ziel, hier die Elimination ganzer Chromosomen, erreicht wird, verschieden.

Wenn wir die Tatsachen der Reduktion überblicken, so zeigt sich eine steigende Komplikation und Erschwerung der Deutung mit dem Zurückverlegen des Reduktionsvorgangs in Form einer Pseudoreduktion. Dem hier behandelten einfachsten Fall der Trennung ganzer Chromosomen ohne jede Komplikation während einer Reifungsteilung — ob Prä- oder Postreduktion, ist für das Prinzip gleichgültig — steht am nächsten der Fall von *Ophryotrocha* (Korschelt, 1895), wo zunächst die Normalzahl der Chromosomen auftritt, durch paarweises Aneinanderlegen dann die Vierergruppen und somit die Pseudoreduktion herbeigeführt wird. Daß die später zu trennenden Chromosomen dann eine Zeit lang miteinander zusammenhängen, ist hier unwesentlich, gibt aber schon Schwierigkeiten, wenn der Zusammenhang von Anfang an in Form von Vierergruppen in reduzierter Zahl besteht. Auch hier ist aber das Verständnis des Vorgangs noch einfach, wenn die spätere Trennung der Chromosomen durch die berühmte Querteilung klar ist wie bei *Cyclops* (Rückert, 1894; Häcker, 1893). Am schwierigsten wird aber der Fall, wenn die Pseudoreduktion durch Chromosomenkonjugation erfolgt, wie dies neuerdings für die viel umstrittenen Wirbeltiere (Montgomery, 1903; Schreiner, 1904) und die höhern Pflanzen angenommen wird (Strasburger, 1904). Das Verständnis ist dann aus den Reifungsteilungen selbst unmöglich zu erlangen, basiert auf der Kenntnis der vorhergegangenen Chromosomenkonjugation (Montgomery). Gerade dieser schwierigste Fall aber ist es, an den sich auf Grund von Sutton's theoretischen Auseinandersetzungen (1902) die wichtigsten Fragestellungen der Zukunft anschließen werden.

Von Korschelt u. Heider (1903) ist neuerdings eine Einteilung

der Reifungsvorgänge in den eumitotischen und pseudomitotischen Typus gegeben worden. Der eumitotische Typus wäre der hier zuletzt als komplizierteste benannte, bei dem die Reifeteilungen selbst nach Art der gewöhnlichen Mitose verlaufen. Nehmen wir, was nach den neusten Ergebnissen der Zoologie wie Botanik sehr wahrscheinlich ist, an, daß bei diesem Typus die Pseudoreduktion thatsächlich in Form der Chromosomenkonjugation vor sich geht, so bezeichnen wir den Typus besser als den Konjugationstypus, da in diesem Vorgang ja das Wesentliche des ganzen Prozesses beruht. KORSCHELT's pseudomitotischer Typus wäre mit einem Teil seines eumitotischen Typus zum Tetradentypus zu vereinigen, charakterisiert dadurch, daß die zu trennenden ganzen Chromosomen in längs gespaltener Form sich zu Vierergruppen zusammenlegen. Je nachdem die Zusammenlegung nebeneinander oder hintereinander erfolgt, geschieht dann der Reduktionsvorgang durch eine eumitotische oder pseudomitotische Teilung.[1]) Das Ausschlaggebende ist aber die Tetradenbildung aus 2 ganzen Chromosomen. Ein besonderer Unterfall des pseudomitotischen Tetradentypus wäre dann die nachträgliche Tetradenbildung bei *Ophryotrocha*, *Helix* u. a. Der einfachste, dem Schema entsprechende Typus wäre schließlich der bei *Zoogonus* verwirklichte, ohne Pseudoreduktion, der Primärtypus. Oder in Form einer Tabelle:

Keine Pseudoreduktion, im Kern Normalzahl von Chromosomen, die bei einer der Reifungsteilungen ganz verteilt werden				Primärtypus (*Zoogonus*)
Pseudoreduktion, d. h. im Kern halbe Chromosomenzahl	In Form von Tetraden, die durch	Aneinanderlegen ganzer Chromosomen entstanden sind	eumitotischer (*Ascaris*)	Tetradentypus
		Nebeneinanderlegen ganzer Chromosomen entstanden sind	pseudomitotischer (*Cyclops*)	Tetradentypus
	Nicht in Form von Tetraden, durch Konjugation zweier Chromosomen entstanden			Konjugationstypus (Wirbeltiere, Pflanzen)

C. Das Verhalten des Spermatozoons im Ei.

In meinen Untersuchungen über die Eireifung etc. bei *Polystomum* hatte ich die Aufmerksamkeit auf ein eigenartiges Verhalten des

1) Ein Unterfall des Tetraden-Typus wäre auch der von HÄCKER (in: Festschr. f. WEISMANN 1904) neuerdings aufgestellte Symmixis-Typus.

Spermatozoons innerhalb der Eizelle gelenkt. Dasselbe wandelte sich nicht einfach durch Anschwellen in einen bläschenförmigen Kern um, sondern fand sich zur Zeit der 2. Reifungsspindel in einem Spiremstadium und machte dann gemeinsam mit dem Eikern die typischen Anaphasen durch, die dort besonders ausgeprägt sind. Seitdem vermochte Bresslau (1904) das gleiche Verhalten bei *Mesostomum* festzustellen, ohne aber näher auf den Gegenstand einzugehen. Hier bei *Zoogonus* ist nun der gleiche Fall vorliegend, noch interessanter dadurch, daß zur Zeit der 2. Richtungsspindel das Spermatozoon sich in richtige Chromosomen umwandelt, die dann gemeinsam mit den Eichromosomen die Anaphasen zum Ruhekern durchmachen. Daß gleichwertige Vorgänge auch sonst vorkommen, geht aus den Angaben über eine Zusammensetzung des Spermakerns aus einzelnen Bläschen hervor, von denen eine Anzahl in meiner *Polystomum*-Arbeit aufgeführt sind.

Die Deutung dieses Vorganges betreffend, kann ich zunächst wiederholen, was ich für *Polystomum* schrieb: „Die bekannten Versuche von O. und R. Hertwig (29), Boveri (5) u. A. haben gezeigt, daß kernlose Eifragmente sich normal weiterentwickeln, wenn sie befruchtet werden, daß also dem Spermatozoon die Fähigkeit der selbständigen Teilung unabhängig vom Eikern zukommt. Boveri (4) nimmt danach an, daß das Spermatozoon an sich ein teilungsfähiger Kern ist, der nur durch den Mangel an Protoplasma gehemmt ist. Für den Eikern sieht er dagegen die gleiche Hemmung in der rudimentären Beschaffenheit seines Centrosoms und schließt, daß bei dem Befruchtungsvorgang diese beiden Hemmungen sich gegenseitig beseitigen, ein Schluß, der durch die erwähnten Experimente über die „Karyokinese des Spermakerns“ (Doflein [13]) fest gestützt erscheint. Und auf diese Auffassung weisen die oben beschriebenen Tatsachen in erhöhtem Maße hin, weil es sich hier um Vorgänge handelt, die durchaus normalerweise in der Entwicklung auftreten.

Wir nehmen also mit Boveri an, daß der Samenkern ein gewöhnlicher Kern ist, der der selbständigen Teilung fähig ist, sobald er von Protoplasma umgeben ist, das ihm die Entwicklung seines Teilungsapparats erlaubt. Bei dem normalen Befruchtungsvorgang ist mit dem Eintritt des Spermatozoon in das Ei diese Möglichkeit gegeben, und das Spermatozoon beginnt seine Teilung. Bei *Polystomum* war dies aus den Veränderungen der chromatischen Substanzen zu entnehmen, bei andern Objekten würde ein genaues Verfolgen dieser Vorgänge vielleicht Entsprechendes zeigen. Jedenfalls läßt sich die

nach Eintritt des Spermatozoons gewöhnlich erfolgende Teilung des Spermacentrosoms auch in diesem Sinne deuten, ohne teleologische Beziehung auf die Furchungsteilung. Wie wir gesehen haben, wird nun die Teilung des Spermakerns an einem bestimmten Punkte sistiert und wieder rückgängig gemacht. Dies kann aber nur die Folge einer Wirkung des Eikerns sein, da ja das Experiment gezeigt hat, daß der Spermakern seine Teilung ausführt, wenn der Eikern gelähmt oder entfernt ist. Es würde sich dann noch die Frage erheben, warum diese Wirkung des Eikerns erst eintritt, wenn der Teilungsvorgang im Samenkern schon begonnen hat. Der Grund hierfür wäre darin zu suchen, daß bis zu jenem Punkte der Eikern mit der Bildung der Richtungskörper beschäftigt war, woraus sich ergeben würde, daß bei Eiern, die erst nach der Bildung der Richtungskörper befruchtet werden, derartige Vorgänge nicht auftreten können."

Ist die Deutung jener Vorgänge als eine beginnende Teilung des Spermakerns richtig, und daran scheint mir nicht zu zweifeln, so ist dies auch noch in anderer Hinsicht interessant. Wenn das Spermatozoon ins Ei eingedrungen ist, liegt es zunächst unverändert im Plasma. Das Vorhandensein von Plasma genügt ihm also nicht, um seine Teilung zu beginnen, das Plasma muß in bestimmtem Zustand sein. Und dieser Zustand ist zweifellos der gleiche, der auch dem Eikern gestattet, in die Mitose einzutreten. Denn mit dem Beginn der Auflösung des Eikerns beginnt auch das Spermatozoon sich zu konzentrieren und seine Chromosomen auszubilden. DELAGE (1901) glaubte diese Reife durch das Austreten des Kernsafts aus dem Kern bedingt. Das Spermatozoon erhielte dadurch das nötige Wasser, um zum männlichen Vorkern anzuschwellen. So einfach ist jedenfalls der Vorgang nicht. Wodurch wir jenen Zustand hervorgerufen denken müssen, bleibt uns zunächst rätselhaft, ebenso wie die Unreife oder die Überreife des Plasmas. Sobald nun der Spermakern seine Chromosomen gebildet hat, hat der Eikern die Reifungsteilungen vollzogen, und nun tritt ein deutlicher Einfluß der Eichromosomen auf die Spermachromosomen ein, die, ohne eine Teilung durchgemacht zu haben, durch richtige Anaphasen in den Ruhekern übergeht. Der Effekt, den der Eikern ausübt, ist also der gleiche, wie er durch Einwirkung von Chloralhydrat auf die Zelle erzielt wird. Hier beruht aber die Wirkung — die Rückbildung der Chromosomen zu Ruhekernen (NĚMEC, 1904 etc.) — auf einer Lähmung des Plasmas, das zur Teilungsfigur unfähig wird. Sollte auch hier bei

dem normalen Geschehen nicht der Eikern, sondern der nach dessen Teilungen eintretende Plasmazustand die Rückbildung der Spermachromosomen zum Ruhekern bedingen?

D. Centrosom und inäquale Zellteilung.

Ich wies im Text bereits ausführlich darauf hin, daß bei *Zoogonus* ebenso, wie ich es für *Polystomum* zuerst beschrieb, die Größe der Centrosomen der Größe der bei der Teilung entstehenden Zellen proportional ist. Mit *Mesostomum*, das nach den kurzen Angaben von Bresslau (1904) cytologisch den Trematoden sehr nahe steht, sind dies die einzigen mir bekannten Fälle einer solchen Erscheinung. Denn für *Rhynchelmis* haben Vejdovsky u. Mrázek (1903) die diesbezüglichen Angaben ihrer vorläufigen Mitteilung modifiziert. Ohne Zweifel ist diese Heterocentrie für das mechanische Verständnis der Wirkung der Centren von großem Interesse und besonders für die diesbezüglichen Ansichten Bütschli's (1876, 1903) von Belang. Daß in unserm Fall die Heterocentrie die Ursache und nicht etwa eine nachträgliche Folge der inäqualen Teilung ist, geht daraus hervor, daß, wie oben beschrieben wurde, die beiden Centrosomen von Anfang an die ungleiche Größe aufweisen, also die von Boveri (1901) postulierte „differentielle Centrosomenteilung" vorliegt.

Aus diesem Vorkommen können wir inbezug auf die Erklärung der inäqualen Zellteilung lernen, daß das gleiche Resultat auf den verschiedensten Wegen erreicht werden kann. Denn während hier die Heterocentrie die inäquale Teilung bedingt bei sonst ganz gleichpoliger und die Zelle gleichmäßig durchsetzender Teilungsfigur, sind in andern Fällen, wie z. B. in den *Ascaris*-Blastomeren, wir genötigt, uns mit dem Begriff der Heterodynamie (Ziegler, 1898) bei morphologischer Gleichheit der Centren zu begnügen. Aber auch Conklin's (1894, 1899) Erklärung durch die mehr oder weniger excentrische Lage der Spindel und das so gegebene Wirkungsareal der Centren trifft zweifellos für viele Fälle, z. B. die meisten Richtungsspindeln, das Richtige, während die Unmöglichkeit ihrer Allgemeingültigkeit durch die die ganze Eizelle durchziehenden Richtungsspindeln von *Polystomum*, *Gyrodactylus*, *Mesostomum*, *Zoogonus* bewiesen wird. Das gleiche gilt für die Bedeutung des Deutoplasmas für die inäquale Teilung nach Balfour (1880) und O. Hertwig (1893), zweifellos für manche Fälle, z. B. das Froschei, maßgebend, für unzählige andere aber belanglos, wie von Jennings (1897), zur Strassen (1898), Wilson (1900) ausgeführt wurde.

Wenn wir uns also die bisher wahrscheinlich gemachten Ursachen der inäqualen Zellteilung zusammenstellen, so sind es:

I. Bei homodynamischen Centren
   a) excentrische Lage der Spindel (nach CONKLIN, 1899, durch Plasmaströmungen hervorgerufen),
   b) ungleiche Dotterverteilung.

II. Bei heterodynamischen Centren
   a) eine ungleiche Wirkungskraft der Centren ohne morphologisch-sichtbaren Ausdruck oder indirekt an den Sphären erkennbar (vielleicht bei MARCELLA BOVERI, 1903),
   b) ungleiche Größe der Centrosomen (Heterocentrie).

III. Bei gänzlichem Fehlen der Centren
   Formverhältnisse der Spindel, wie aus HARTMANN's Untersuchungen an Dicyemiden (1904) zu entnehmen ist.

E. Die Hüllmembran und das Ektoderm der Trematoden.

Seit SCHAUINSLAND's (1883, 1885) grundlegenden Untersuchungen über die Entwicklung der Trematoden und Cestoden bildete die in der Entwicklung dieser Plattwürmer auftretende Hüllmembran stets ein Hindernis für das Verständnis der Keimblätter dieser Formen. Denn nach SCHAUINSLAND stammte die Hüllmembran von Furchungszellen ab, die sich loslösten und den Embryo umwuchsen und so gewissermaßen ein vergängliches 1. Ektoderm lieferten. Erhöht wurde die Schwierigkeit dann aber noch dadurch, daß SCHAUINSLAND beobachtete, daß das bei den Trematoden später gebildete aus platten Zellen zusammengesetzte Ektoderm ebenfalls beim Ausschlüpfen des Embryos abgeworfen wurde. Daraus leitete sich dann die Vorstellung ab, daß diese Würmer zeitlebens kein Ektoderm besitzen, eine Vorstellung, die embryologisch noch immer nicht widerlegt wurde, wenn dies auch auf histologischem Wege durch BLOCHMANN (1896) u. A. geschah.

Was nun zunächst die Hüllmembran angeht, so ist diese Bildung kürzlich im Vergleich mit der Rhabdocölen-Entwicklung von BRESSLAU (1904) diskutiert worden, dessen Ansichten ich mich mit einer kleinen Modifikation anschließen kann. Auch in den Sommereiern von *Mesostomum* wird eine Hüllmembran gebildet, die mit Sicherheit aus den Dotterzellen hervorgeht. Die Ursache dieser Bildung sieht BRESSLAU in der Notwendigkeit, die Nahrungssubstanzen aus der Nährflüssigkeit des Uterus zu beziehen, wozu eine

osmotische Membran erforderlich ist. Die ursprünglichen Dotterzellen, die aber keine Dottersubstanzen mehr enthalten, übernehmen diese Funktion, bilden das osmotische Organ. Daran anschließend glaubt Bresslau auch Schauinsland's Angaben über die Hüllmembran-Entstehung anzweifeln zu müssen und auf Grund meiner Befunde an *Zoogonus* (1902) auch für die Trematoden eine Entstehung aus Dotterzellen fordern zu müssen.

Wie gesagt, muß ich mich dem völlig anschließen. Denn die hier bei *Zoogonus* erwiesene Entstehung der Membran aus rudimentären Dotterzellen ist dem Vorgang bei *Mesostomum* ohne weiteres zu vergleichen. Auch unterliegt es mir gar keinem Zweifel, daß die Membran auch bei den Trematoden nichts als ein osmotisches Organ, ein Follikel, ist. Es ist sehr begreiflich, daß Schauinsland bei den winzigen, ihm vorliegenden Objekten sich über die Herkunft der Hüllmembranzellen täuschen konnte, viel wahrscheinlicher jedenfalls, als daß bei den Eiern mit echten Dotterzellen das gleiche Organ eine andere Entstehung nehmen sollte als bei den unbeschalten Eiern des *Zoogonus*. Während indes bei den vom Uterus aus ernährten Eiern des *Zoogonus* nur die 2 umgewandelten Dotterzellen erhalten bleiben, die die Hüllmembran bilden, treten diese Zellen bei den Eiern, die von Dotterzellen umgeben sind, hinter diesen zurück und sind schwer nachzuweisen. Ich zweifle aber nicht, daß man sie am geeigneten Objekt auch finden wird.

Ein wenig muß ich aber jetzt dies alles einschränken; wenn auch die Hüllmembran zunächst nur von den Dotterzellen gebildet wird, so hat Schauinsland insofern doch recht, daß nachträglich in ihre Bildung noch eine Furchungszelle eingeht. Am Prinzip wird dadurch aber nichts geändert, die Hüllmembran bleibt eine nicht embryonale Bildung. Es ist auch gar nicht so merkwürdig, daß eine Furchungszelle nicht zur Bildung des Embryos verwandt wird, sondern dessen Ernährung dient, man denke nur an den extremen Fall von *Nephelis*.

Das Ektoderm des Trematodenembryos stellt also sein ganzes Ektoderm, nicht etwa eine 2. Generation desselben dar. Wie steht es nun mit dem spätern Abwerfen dieses Ektoderms? Man hat Schauinsland's diesbezügliche Angaben schon oft bezweifelt, und es scheint mir denn auch höchst wahrscheinlich, daß es ein Absterbe- oder Macerationsprozeß war, den er da beobachtete. Auf Grund des Baus des Miracidiums wäre allerdings bei einer Larve wie der des Leberegels der Vorgang denkbar, da hier unter dem gesamten

platten Epithel eine gleichmäßige Zellenlage sich findet, die dann die sekundäre Epidermis abgeben könnte. Hier bei *Zoogonus* ist ein Abwerfen des Ektoderms nicht nur nicht beobachtet, sondern auch undenkbar, da unter der Epidermis direkt die Leibeshöhle liegt. Trotz alledem ist die definitive Lösung der Epithelfrage auf embryologischem Weg wohl nur bei einem monogenetischen Trematoden möglich, der eine ununterbrochene Entwicklungsreihe vom Ei bis zum Wurm verfolgen läßt; denn eine histologisch brauchbare Cercarien-Entwicklung, die auch die Lösung gestattete, dürfte so leicht nicht zu finden sein.

Literaturverzeichnis.

Balfour, F. M. (1880), Comparative Embryology.

Blochmann, F. (1896), Die Epithelfrage bei Trematoden und Cestoden, Hamburg 1896.

Bluntschli (1904), Beobachtungen am Ovarialei der Monascidie Cynthia microcosmus, in: Morphol. Jahrb., V. 32.

Born, G. (1894), Die Struktur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 43.

Boveri, M. (1903), Über Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung, in: Jena. Z. Naturw., V. 37.

Boveri, Th. (1901), Zellenstudien, Heft 4, Jena 1901.

Bresslau, E. (1904), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien, in: Z. wiss. Zool., V. 76.

Bütschli, O. (1876), Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Conjugation der Infusorien, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt, V. 10.

— (1892), Über die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figur, in: Verh. naturh. med. Ver. Heidelberg (N. F.), V. 1.

— (1903), Bemerkungen zu der Arbeit von A. Giardina, in: Anat. Anz., V. 22.

Carnoy et Lebrun (1897), La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens, in: La Cellule, V. 12.

Coe, W. R. (1896), Notizen über den Bau des Embryos von Distomum hepaticum, in: Zool. Jahrb., V. 9, Anat.

Conklin, E. G. (1894), The fertilization of the ovum, in: Biol. Lect. Woods Holl, Boston.

— (1899), Protoplasmic movement as a factor in differentiation, ibid.

Crety (1892), Intorno al nucleo vitellino dei Trematodi, in: Atti Accad. Lincei Roma (5), V. 1.

DELAGE, Y. (1901), Les théories de la fécondation, in: Verh. 5. Intern. Zool.-Congr., Berlin.

FICK, R. (1899), Mitteilungen über die Eireifung bei Amphibien, in: Verh. anat. Ges., Tübingen.

GIARDINA, A. (1901), Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus, in: Inter. Monatsschr. Anat. Physiol.

GOLDSCHMIDT, R. (1902a), Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum RUD., in: Z. wiss. Zool., V. 71.

— (1902b), Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte des Polystomum integerrimum RUD., ibid., V. 72.

— (1902c), Über Bau und Embryonalentwicklung von Zoogonus mirus LSS., in: Ctrbl. Bakteriol., V. 32.

— (1904), Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen, in: Zool. Jahrb., V. 21, Anat.

GUENTHER, K. (1903), Über den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung, ibid., V. 19, Anat.

HÄCKER, V. (1893), Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 41.

HALKIN, H. (1901), Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du Polystomum integerrimum, in: Arch. Biol., V. 18.

HARTMANN, M. (1902), Studien am tierischen Ei, I, in: Zool. Jahrb., V. 15, Anat.

— (1904), Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben, erläutert an Protozoen, Volvocineen und Dicyemiden, in: Biol. Ctrbl.

HENNEGUY, L. F. (1902), Sur la formation de l'oeuf, la maturation et la fécondation de l'oocyte chez le Distomum hepaticum, in: CR. Assoc. Anat., Montpellier.

HERTWIG, O. (1893), Die Zelle und die Gewebe, Jena 1893.

HUIE, L. (1897), Changes in the cell organs of Drosera, produced by feeding with egg-albumen, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), V. 39.

v. JANICKY, A. (1903), Beziehungen zwischen Chromatin und Nucleolen während der Furchung des Eies von Gyrodactylus elegans v. NORDM., in: Zool. Anz., V. 26.

JENNINGS, H. S. (1897), The early development of Asplanchna, in: Bull. Mus. comp. Zool. Cambridge, V. 30.

KATHARINER, L. (1904), Über die Entwicklung von Gyrodactylus elegans v. NORDM., in: Zool. Jahrb., Suppl. 7.

v. KORFF, K. (1901), Weitere Beobachtungen über das Vorkommen Vförmiger Centralkörper, in: Anat. Anz., V. 19.

KORSCHELT, E. (1895), Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis, in: Z. wiss. Zool., V. 60.

KORSCHELT, E. und K. HEIDER (1903), Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, 2. Aufl., Allg. Teil.

LEUCKART, R. (1886—1901), Die menschlichen Parasiten, 2. Aufl.

LOOSS, A. (1892), Über Amphistomum subclavatum RUD. und seine Entwicklung, in: Festschr. LEUCKART, Leipzig.

— (1894), in: Die menschlichen Parasiten von LEUCKART, 2. Aufl.

— (1901), Über einige Distomen der Labriden des Triester Hafens, in: Ctrbl. Bakteriol., V. 29.

LUBOSCH, W. (1902), Uber die Eireifung der Metazoen etc., in: Ergebn. Anat. Entw., V. 11, 1901.

MACFARLAND, F. M. (1897), Celluläre Studien an Molluskeneiern, in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat.

MATTIESEN, E. (1904), Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocoelen, in: Z. wiss. Zool., V. 77.

MEVES, F. (1897), Über Centralkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen, in: Anat. Anz., V. 14.

— (1900), Über den von LA VALETTE-ST. GEORGE entdeckten Nebenkern etc., in: Arch. mikrosk. Anat., V. 56.

MONTGOMERY, TH. H. (1899), Comparative cytological studies, with especial regard to the morphology of the nucleolus, in: J. Morphol., V. 15.

— (1903), The heterotypic maturation mitosis in Amphibia and its general significance, in: Biol. Bull., V. 4.

MONTICELLI, F. S. (1892), Cotylegaster michaelis, in: Festschr. LEUCKART.

MOTTIER, D. M. (1898), Das Centrosom bei Dictyota, in: Ber. Deutsch. bot. Ges., V. 16.

NĚMEC, B. (1904), Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung, in: Jahrb. wiss. Bot., V. 39.

ODHNER, TH. (1902), Mitteilungen zur Kenntnis der Distomen, in: Ctrbl. Bakteriol., V. 31.

RÜCKERT, J. (1892), Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeis bei Selachiern, in: Anat. Anz., V. 7.

— (1894), Zur Eireifung bei Copepoden, in: Anat. Hefte.

SCHAUINSLAND, H. (1883), Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden, in: Jena. Z. Naturw., V. 16.

— (1885), Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen, ibid., V. 19.

SCHREINER, A. u. K. E. (1904), Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren, in: Anat. Anz., V. 24.

STRASBURGER, E. (1904), Über Reduktionsteilung, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, V. 18.

SUTTON, W. S. (1903), The chromosomes in heredity, in: Biol. Bull., V. 4.

VEJDOVSKY, F. und A. MRÁZEK (1898), Centrosom und Periplast, in: SB. böhm. Ges. Wiss. Prag, naturw.-math. Kl.

VEJDOVSKY, F. und A. MRÁZEK (1903), Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zellteilung, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 62.

VOINOV, D. (1903), La spermatogénèse d'été chez les Cybister roeselii, in: Arch. zool. expér. 1903.

WASSILIEFF, A. (1904), Zur Spermatogenese bei Blatta germanica, in: Anat. Anz., V. 25.

WILSON, E. B. (1900), The cell in development and inheritance, 2. edit.

— (1901), Experimental studies in cytology, I, in: Arch. Entw.-Mech., V. 12.

v. WINIWARTER, H. (1900), Recherches sur l'ontogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères, in: Arch. Biol., V. 17.

ZIEGLER, H. E. (1898), Experimentelle Studien über die Zellteilung, in: Arch. Entw.-Mech., V. 6 u. 7.

ZIMMERMANN (1898), Beiträge zur Kenntnis einiger Drüsen und Epithelien, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 52.

ZUR STRASSEN, O. L. (1898), Über das Wesen der tierischen Formbildung, in: Verh. Deutsch. zool. Ges.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind nach den Präparaten mit dem ABBÉ'schen Zeichenapparat auf halbe Objekttischhöhe entworfen, Tubuslänge 130 mm. Die Farben der Zeichnungen entsprechen in der Intensität denen des Präparats. Die Zeichnungen geben das Präparat möglichst genau wieder, nur die feinwabige Grundstruktur des Protoplasmas ist nicht ausgeführt und die Totalpräparate im optischen Schnitt dargestellt. Fig. 5, 7, 11, 16, 17, 19, 23, 27, 31, 32 nach Eisenhämatoxylinschnitten, alle übrigen nach Totalpräparaten mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin-Orange.

Abkürzungen.

c Centrosom
cr Chromosom
da Mitteldarm
detr Excretstoffe
dg Dottergang
dk Dotterkern
ebl Endblase des Wassergefäßsystems
ek Eikern
ekt Epidermis
Ent Entoderm
ex Anlage des Wassergefäßsystems
fl Wimperflamme
g Ganglion (?)
grz große Zellen des primären Ektoderms
hiz hintere kleinkernige Zellengruppe
hm Hüllmembranzelle
hmz in die Hüllmembran eingehende Furchungszelle
iz primäres Entoderm
k Stoffwechselprodukte in Form chromatischer Kugeln
klz kleine Zellen des primären Ektoderms
mdd Munddrüsenanlage
mdr Munddrüsen
mu Retractormuskeln
oes Oesophagus
og rätselhaftes Organ
pa Parenchymzelle
retz Anlage der Retractoren
Rk' 1. Richtungskörper
Rk'' 2. Richtungskörper
rz Rüsselzelle
sp Spermatozoon
spk Spermakern
st stabförmiges Gebilde
uk Urgeschlechtszelle
ut Uterus
vdd vordere kleinkernige Zellengruppe
I die Anlage des Nervensystems (?)

Tafel 36.

Fig. 1. Die beiden die Hüllmembran bildenden Dotterzellen im Dottergang. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 2. Stück aus dem Dotterstock. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6.

Fig. 3. Die beiden Hüllmembranzellen im Begriff, die Eizelle im Anfangsteil des Uterus zu umwachsen. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 4. 3 Ovarialeier während der Bildung des Dotterkerns. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 5. Ältere Ovarialeier mit Dotterkern und stabförmigen Körpern. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 6. Fertiges Ei mit Hüllmembran aus dem Anfangsteil des Uterus. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 7. Desgl. im Schnitt.

Fig. 8. Desgl. Beginn der Chromosomenbildung im Kern. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 9. Kern einer Eizelle. Chromosomenbildung etwas weiter fortgeschritten als in Fig. 8. Auflösung des Nucleolus. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 10. Eizelle. Im Kern 10 längs gespaltene Chromosomen, teils von der Fläche, teils von der Kante gesehen. Auftreten der Strahlung. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 11. Desgl. im Schnitt. Die beiden Vförmigen Centrosomen an gegenüberliegenden Punkten des Kerns. ZEISS Apochr. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 12. Beginn der Bildung der 1. Richtungsspindel. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 13. Dasselbe Ei nach einer Drehung um 90° vom Pol gesehen. Im Kern die 10 längs gespaltenen Chromosomen. Bei a und b werden Vierergruppen vorgetäuscht durch in verschiedenen Ebenen liegende Chromosomen, die in der Zeichnung in eine Ebene projiziert sind. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 12.

Fig. 14. 1. Richtungsspindel vor der völligen Auflösung des Kerns. Spermatozoon von einer Strahlung umgeben. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 15. Die 1. Richtungsspindel. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 16. Desgl. im Schnitt. ZEISS Apochr. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 17. a) Struktur des kugligen Centrosoms mit Umgebung, b) des Vförmigen. ZEISS Apochr. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 8.

Tafel 37.

Fig. 18. Eizelle nach Bildung des 1. Richtungskörpers. Beginn der Umwandlung des Spermatozoons. Achromatische Figur schlecht erhalten. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 19. Schnitt durch ein Ei nach Bildung des 1. Richtungskörpers. Spermatozoon in 5 Chromosomen zerfallen. Das im Schnitt liegende distale Centrosom im Begriff aus dem stabförmigen in den kugligen Zustand überzugehen. ZEISS Apochr. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 20. Beginn der 2. Richtungsspindel. Spermakern nicht sichtbar. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 21. Umordnung der Chromosomen in der Äquatorialplatte der 2. Richtungsspindel. Achromatische Figur undeutlich. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 22. Auseinanderweichen der Chromosomen der 2. Richtungsspindel. Das Ei etwas schief stehend, so daß der distale Pol verdeckt ist. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 23. 2. Richtungsspindel im Schnitt. Die ungleichen Centrosomen. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 24. Polyspermes Ei im Stadium der 2. Richtungsspindel. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6.

Fig. 25. Bläschenmetamorphose der Ei- und Spermachromosomen nach der Bildung der Richtungskörper. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 26. Die beiden Vorkerne noch groß und gelappt. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 27. Die fertigen Vorkerne, erstes Auftreten der Furchungscentrosomen. ZEISS Apochr. Imm. 1,5 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 28. Beginn der 1. Furchungsspindel. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 29. Die 1. Furchungsspindel. Die schon geteilten Chromosomen sämtlich von der Kante gesehen. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 30. Desgl. Diasterstadium.

Fig. 31. Frisch geteilte Furchungszelle. Die Centrosomen ohne Strahlung bereits an ihrem Platz zur nächsten Teilung. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 32. Teilungspol einer Furchungszelle. Centrosom in Teilung. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 33. Struktur der „Spindelfasern". LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 12.

Tafel 38.

Fig. 34. Furchungsstadium von 3 Zellen. LEITZ Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6.

Fig. 35. Desgl. von 6 Zellen. Leitz Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 36. Bildung der primären Keimblätter. Leitz Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 37. Desgl. etwas älter. Leitz Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6.

Fig. 38. Beginn der Organdifferenzierung. Leitz Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 4.

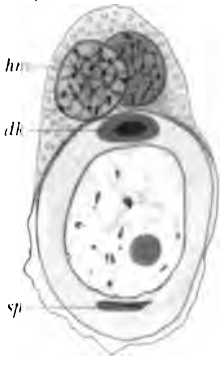
Fig. 39—41. Umbildung zum Miracidium. Fig. 39 und 40 von der Seite, 41 vom Rücken gesehen. Leitz Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 4.

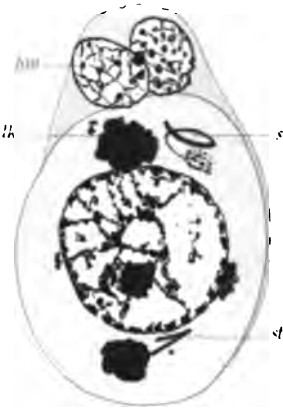
Fig. 42. Oberflächenansicht eines reifen Miracidiums.

1
da

5
at

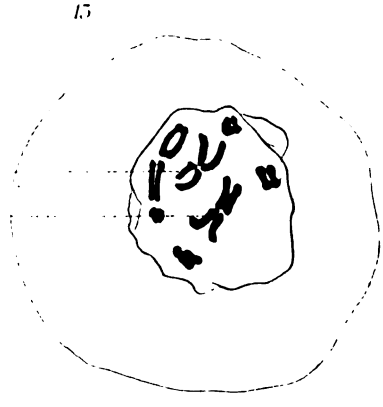
2


6
hn
dk
sp

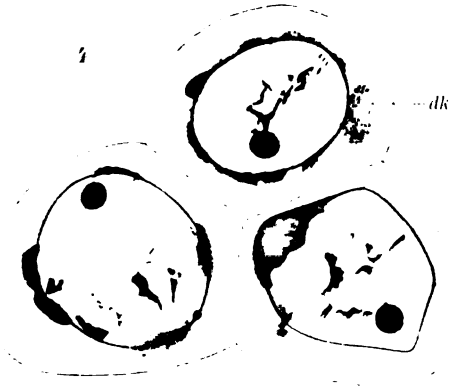

7
hn
dk
sp
st

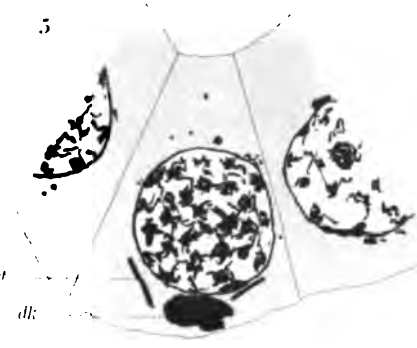
8
hn
sp
dk

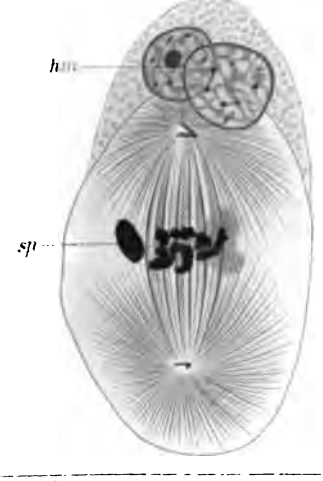
12
hn
dk
sp

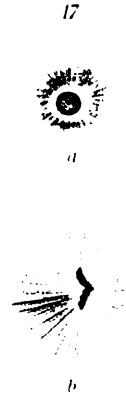

13
a
b

14
sp

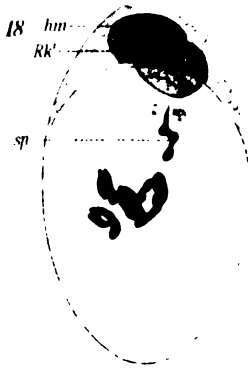


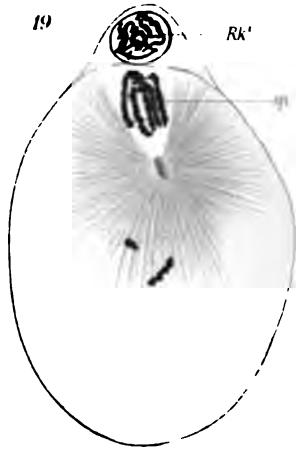




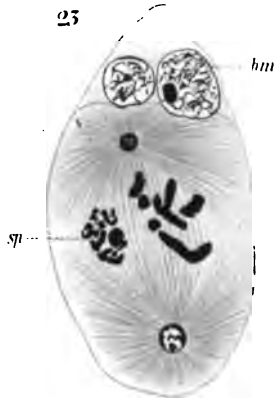


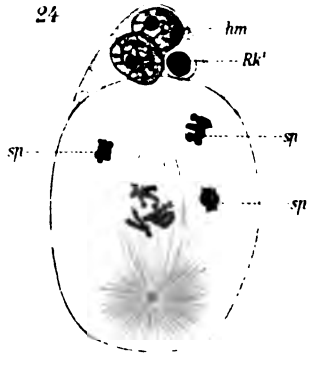
schor

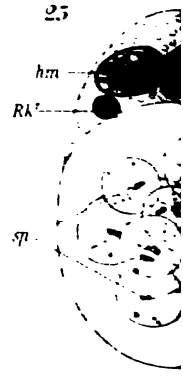

18
hm
Rk'
sp


19
Rk'
sp

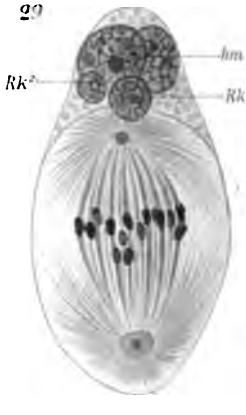
20
Rk'


23
hm
sp


24
hm
Rk'
sp
sp
sp

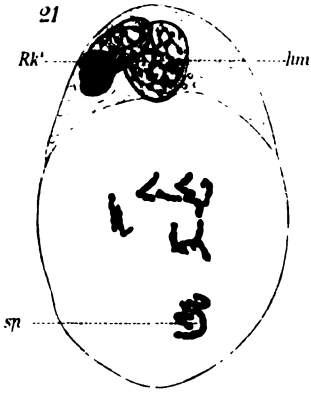

25
hm
Rk'
sp

28
hm
Rk'
Rk'

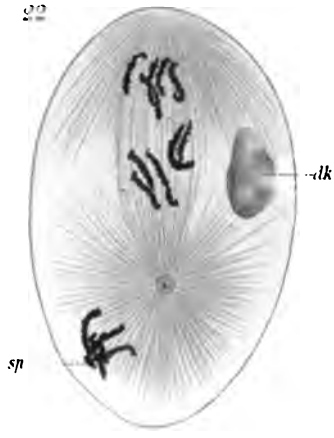

29
hm
Rk'
Rk'

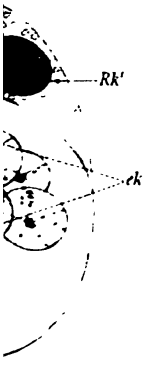
30
hm

21

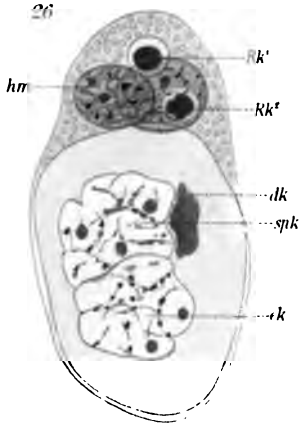


22

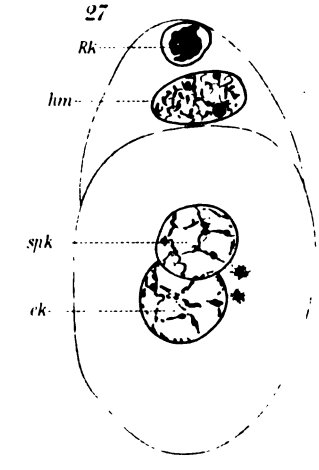




26



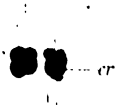
27



31

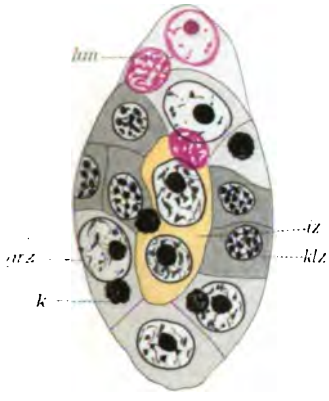
32

33

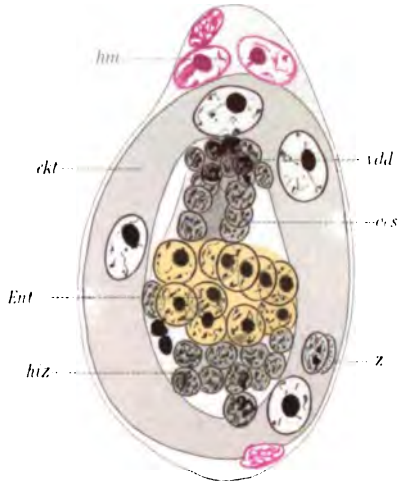


54
hmz
hm
55
hmz
hm
hm
56
hmz
grz
klz
hm
59
hm
mdd
ovs
dr
uk
ogl
ov
ektr
uk
60
rz
hyp
ks
ekt
pat
ogl
ebl
dr
ov

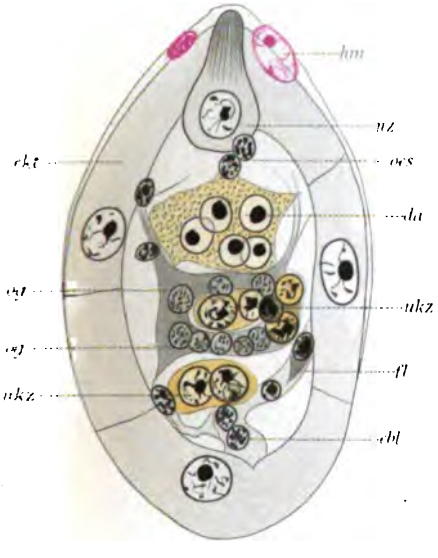
37


hm
dz
grz
klz
k

38


hm
ckt
vdd
ocs
Ent
hnz
z

41


hm
nz
ckt
ocs
vdz
ogl
nkz
ogj
fl
nkz
vbl

42

detr

Goldschmidt, R.
1909
7

Eischale, Schalendrüse und Dotterzellen der Trematoden

Mit 10 Figuren

von

Richard Goldschmidt
München

(Sonderabdruck aus dem »Zoologischen Anzeiger« Bd. XXXIV Nr. 16/17
Leipzig, Wilhelm Engelmann, 1909)

(Sonderabdruck aus dem »Zoologischen Anzeiger« Bd. XXXIV. Nr. 16/17 vom 13. Juli 1909.)

Eischale, Schalendrüse und Dotterzellen der Trematoden.

Von Richard Goldschmidt, München.

(Mit 10 Figuren.)

Seit den bekannten Untersuchungen Leuckarts (1876) scheint der Vorgang der Eibildung der Trematoden und der Anteil, den die einzelnen Komponenten der Geschlechtsorgane dabei nehmen, völlig aufgeklärt: Im Ootyp treffen eine aus dem Ovar stammende Eizelle und eine Anzahl Dotterzellen zusammen mit dem Secret der Schalendrüsen, das das Ganze umgibt und zur Eischale erhärtet. Alle von Leuckart u. a. beigetragenen Details dieses Vorganges bringen nur Ergänzungen zu diesem prinzipiell feststehenden Bildungsmodus. Und doch ist diese so einfache Darstellung falsch und kaum begreiflich, wie ein so leicht zu beobachtender Vorgang sich so lange der richtigen Schilderung entziehen konnte. Erst in jüngster Zeit hat Henneguy (1906) eine andre und, wie gleich vorausgeschickt sei, richtige Darstellung der Eibildung

von *Fasciola hepatica* gegeben. Sein Hauptresultat ist, daß das Material für die Eischale nicht von der Schalendrüse ausgeschieden wird, sondern aus den Dotterzellen stammt, die es in Gestalt der schon Leuckart bekannten gelben Körner bilden und im Anfangsteil des Uterus entleeren. Gelegentliche Beobachtungen führten mich dazu, der Frage einige Aufmerksamkeit zu widmen und die Eibildungsvorgänge bei *Dicrocoelium lanceatum*, *Fasciola hepatica*, *Haplometra cylindracea*, *Opisthorchis felineus* und *Polystomum integerrimum* zu studieren und in allen Fällen die Richtigkeit der Henneguyschen Beobachtungen bestätigt zu finden. Da es mir durch Benutzung günstigerer Objekte möglich war, weiter in die Einzelheiten des Prozesses einzudringen und das Auffinden einiger anormaler Objekte — Naturexperimente — es erlaubte, den ganzen Prozeß in einwandfreiester Weise sicherzustellen, seien im folgenden meine Beobachtungen mitgeteilt.

1. Die Herkunft des Schalenmaterials.

Im Anfangsteil des Uterus, in der Region der Schalendrüse, finden sich durcheinander gemengt Dotterzellen, Eizellen und die gelben Tröpfchen, hinfort als Schalentröpfchen bezeichnet, die als das Secret der Schalendrüse betrachtet werden und die, wie lange bekannt, das Material zur Eischale liefern. Die Tröpfchen sind nach Form, Lichtbrechung, Unempfindlichkeit gegen Reagenzien so scharf charakterisiert, daß man nach Analogie mit andern Drüsenzellen erwarten müßte, sie in den entleerungsreifen Drüsenzellen in gleicher Beschaffenheit zu finden. Nun kann man aber beliebig viele Trematoden verschiedener Arten lebend oder fixiert untersuchen und wird niemals in den Zellen der Schalendrüse irgendwelche Substanzen finden, die sich auf die Schalentröpfchen beziehen lassen. Die Zellen haben stets einen ungefärbten, wässerigen Inhalt und können ihrem Aussehen nach im besten Fall ein wässeriges Secret produzieren. Besonders klar ist die mangelnde Beziehung zwischen Schalendrüsenzellen und Schalentröpfchen aus einem Fall von Hypertrophie der Schalenbildung zu ersehen, den ich in einem Präparat unsres Institutes bei *Dicrocoelium lanceatum* vorfand. Das noch öfters zu erwähnende Tier zeichnete sich dadurch aus, daß eine ganz ungeheure Bildung von Schalenmaterial in ihm eingetreten war. Der Anfang des Uterus war ganz vollgestopft mit Schalentröpfchen, deren gewaltige Masse es unmöglich machte, sie zur Schalenbildung zu verwenden. So kam es, daß die Tröpfchen in verschiedener Weise zu größeren Kugeln und Scheiben zusammenflossen, die nun mit den gebildeten Eiern im Uterus weitergeschoben wurden und synchron mit den Eischalen die bekannte gelbe bis braune und schwarze Verfärbung mit-

machten. Die Masse dieser unverbrauchten Schalensubstanzen überwiegt weit die der normalen Eier (Fig. 1—3), und so sind manche Uterusstrecken vollständig von solchen Substanzen verstopft. Es kann natürlich nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß es sich hier um Schalenmaterial handelt. Außer andern später zu besprechenden Gründen beweist das schon allein die mit den Eischalen synchrone Erhärtung und Verfärbung. Wenn nun die Schalendrüsen diese Tropfen ausgeschieden haben, so sollte man erwarten, bei dem Objekt eine in besonders exzessiver Funktion befindliche Drüse aufzufinden. Davon ist aber keine Spur zu sehen: die Drüsenzellen zeigen genau das gleiche Aussehen wie bei jedem andern Tier auch, wie sie es sogar auch bei einem mir zur Verfügung stehenden Tier zeigen, das mit der Produk-

Fig. 1. Normale Eier und überschüssiges Schalenmaterial im Uterus von *D. lanceatum*. In dieser wie in allen folgenden Figuren sind die gelben Schalensubstanzen schwarz gezeichnet. Sämtliche Figuren nach Totalpräparaten bei Imm. 2 mm C. O. 6.

tion von Geschlechtsprodukten aufgehört hat und einen völlig leeren Uterus besitzt. Die Schalendrüse ist also mit Sicherheit auszuschließen, und das trifft für die sämtlichen fünf oben erwähnten Trematodenarten in gleicher Weise zu.

Das besprochene anormale Objekt wies mich zuerst darauf hin, wo die Bildung des Schalenmaterials zu suchen sei: das einzige Organ, welches eine der Überproduktion von Schalensubstanz entsprechende Veränderung aufwies, war der Dotterstock. Seine Zellen waren in ganz außerordentlicher Weise beladen mit Substanzen, die sich in gar nichts von den Schalentröpfchen des Uterus unterschieden. Von Plasma oder irgendwelchen andern Substanzen war in

den Zellen überhaupt nichts zu sehen, sogar der Kern war durch den Druck der massenhaften gelben Körper polyedrisch gestaltet. Ein Blick auf diese Dotterzellen beweist einem jeden, daß die in ihnen enthaltenen Substanzen völlig identisch sind mit den Schalentröpfchen. Wie es auch die feinsten Strukturen beweisen, werden wir später sehen. Vergleicht man nun die im Anfangsteil des Uterus frei liegenden oder die in junge Eier eingeschlossenen Dotterzellen mit solchen im Dotterstock, so fällt sogleich die große Differenz auf: Im Uterus enthalten die Dotterzellen keine Spur mehr von den gelben Tröpfchen. Das Protoplasma stellt ein außerordentlich zartes, dünnwandiges Wabenwerk dar, wie man es von Drüsenzellen kennt, deren Secrettropfen bei der Präparation gelöst wurden (Fig. 8). Der Kern ist wieder kugelig. Hier und da findet man auch eine Zelle, die in einigen oder einer Alveole noch ein Schalentröpfchen enthält, während die andern leer sind, und dann findet man Zellen, die ganz in Massen der Tröpfchen eingebettet sind. Es kann nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß die Dotterzellen beim Eintritt in den Uterus sich des in ihnen enthaltenen Schalenmaterials entledigen. Unser hypertrophisches Tier muß das aber ja noch weiter belegen können. Wenn so viel Schalenmaterial unverbraucht bleibt, so können ja auch nicht alle Dotterzellen, die es geliefert haben, in die Bildung von Eiern eingehen, und es müssen sich im Uterus freie Dotterzellen finden. Das ist denn auch der Fall; zwischen jüngeren wie älteren Eiern liegen außer den Schalentropfen große Mengen von unverwandten Dotterzellen. In den Teilen des Uterus, der ältere Eier enthält, werden diese überschüssigen Dotterzellen zusammengeballt, und es finden sich dann Stellen im Uterus, die vollständig verstopft sind von Ballen degenerierender Dotterzellen bzw. ihren Kernen. Ihr Plasma verschwindet allmählich, und die Kerne verfallen einer pyknotischen Degeneration (Fig. 2).

Alle diese Tatsachen beweisen also auf das schönste, daß das Material zur Eischalenbildung von den Dotterzellen geliefert wird und nur von den Dotterzellen. Natürlich läßt sich das gleiche auch beim völlig normalen *D. lanceatum* feststellen. Der zu beobachtende Unterschied ist einzig und allein der, daß die Dotterzellen nicht in dem extremen Maß mit Schalenmaterial beladen sind. Immerhin bleibt auch normalerweise in ihnen keinerlei Platz für etwaige Dottersubstanzen. Die Entleerung der Schalentropfen erfolgt meist mit Passieren durch die Schalendrüse, gelegentlich konnte ich sie aber auch bereits im Dottergang beobachten. Damit wird auch der alte Streit von Leuckart, Sommer, Poirier usw. geklärt, die darüber debattierten, ob die Dotterzellen im Dottergang zerfallen oder nicht.

Bei *Fasciola hepatica* unterscheidet sich der Vorgang prinzipiell gar nicht von dem bei *D. lanceatum* beschriebenen. Die Entleerung der im Gegensatz zu den Dottersubstanzen in fettlösenden Agenzien unlöslichen gelben Körner der Dotterzellen hatte schon Leuckart beobachtet, ohne sie aber mit der Eischalenbildung in Zusammenhang zu bringen. Auch ein neuerer Untersucher, Schubmann (1905), läßt die Schale nur aus dem Secret der Schalendrüse entstehen, und erst Henneguy (1906) gelang, wie schon erwähnt, die Feststellung, daß die gelben Körner der Dotterzellen das wirkliche Schalenmaterial darstellen. Ihre Ausstoßung erfolgt in dem engen Kanal, der die Schalendrüse umgibt. Dies trifft in der Tat für die meisten Fälle zu; die Bildung der Schale

Fig. 2.

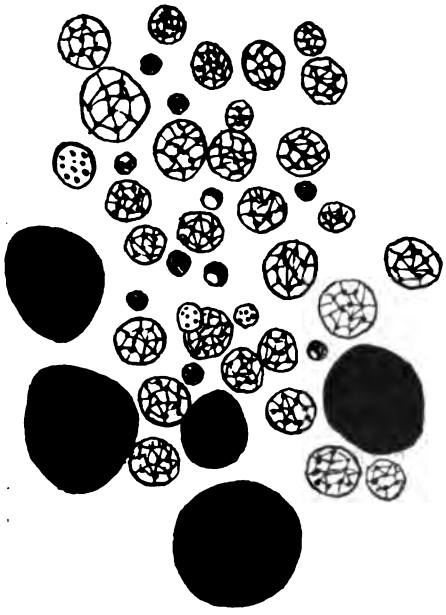


Fig. 3.

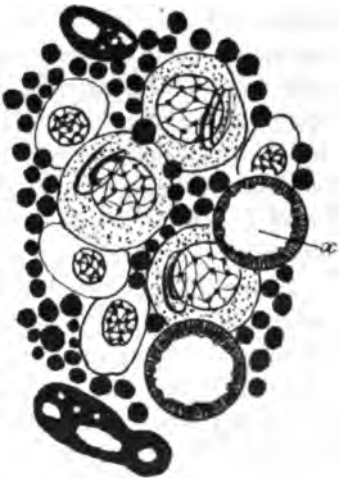


Fig. 2. Aus einer Uterusschlinge des im Text besprochenen anormalen *D. lanceatum* mit Schalenmassen und Anhäufung degenerierender Dotterzellkerne.
Fig. 3. Gruppe von Eizellen, Dotterzellen, Schalentropfen und tauben Eiern (x) im Uterus von *D. lanceatum*.

erfolgt dann im Anfang des Uterus in der später zu besprechenden Weise. Schon früheren Beobachtern war es aber bekannt, daß die Fertigstellung der Eier von *F. hepatica* unter Umständen erst in einer ziemlich distal gelegenen Uterusschlinge stattfinden kann; an Objekten von diesem Typus konnte ich nun beobachten, daß die Dotterzellen ihre gelben Körner ziemlich lange behielten und erst weit vorn im Uterus entleerten, wo dann der ganze Inhalt sich in einem Brei von Schalen-

tröpfchen fand. Auch dies beweist natürlich auf das schönste, daß das Schalenmaterial unmöglich von der Schalendrüse stammen kann.

Haplometra cylindracea ist ein besonders geeignetes Objekt zu dem Nachweis der Dotterzellenabkunft der Schalensubstanzen. Hier zeichnen sie sich nämlich dadurch aus, daß sie mit Parakarmin außerordentlich intensiv färbbar sind[1]. Die Dotterzellen sind nun im Dotterstock mit solchen intensiv tingierten kleinen Scheibchen angefüllt, die oft zu netzartigen Bildungen verklebt sind, die auf den ersten Blick ein Chromidialnetz vortäuschen. Im Anfang des Uterus aber erscheinen die Dotterzellen völlig leer, sind jedoch umgeben von einer Menge von Schalentröpfchen, die genau die gleiche Färbbarkeit aufweisen; ja die farbigen Eischalen sind noch lange in der gleichen Weise tingierbar (Fig. 4). Schließlich sei noch bemerkt, daß auch bei *Polystomum integerrimum* das gleiche in bezug auf die Herkunft des Schalenmaterials festgestellt wurde. *Polystomum* ist aber weniger wie die andern besprochenen Formen dazu geeignet, näher in den Gesamtvorgang einzudringen, da die Eiproduktion ja nur sehr kurze Zeit dauert und nur wenige Eier gebildet werden. Auch ist *Polystomum* schlecht im Totalpräparat zu untersuchen, und für unsern Zweck ist das Totalpräparat den Schnitten unendlich überlegen. *D. lanceatum* (wenn man nicht das Pech hat, nur pigmentierte Tiere zu erhalten, was manchmal der Fall ist) und *D. cylindraceum*, auch *O. felineus* sind in der Beziehung ideale Objekte.

Zum Schluß dieses Abschnittes sei noch auf einen Befund hingewiesen, der ebenfalls in seiner Weise dazu beiträgt, die Tatsache der Lieferung des Schalenmaterials durch die Dotterzellen weiter zu bekräftigen. Es handelt sich um das oben schon erwähnte *D. lanceatum*, das seinen Uterus vollständig entleert hatte und dessen Geschlechtsorgane in Rückbildung begriffen waren. In dem degenerierenden Dotterstock, dessen Zellen nicht mehr entleert wurden, hatten sich die Schalentropfen innerhalb der Dotterzellen genau so braun verfärbt, wie es normalerweise im Uterus geschieht.

2. Die Bildung der Eischale.

Über das Zustandekommen der Eischale aus den Schalentröpfchen gibt es in der Literatur keine genaueren Angaben. Die meisten Darstellungen besagen nur, daß die Tropfen zusammenfließen und das Ei umgeben, um dann zu erhärten. Auf die Angaben Schubmanns für *Fasciola hepatica* werden wir später zurückkommen, ebenso auf die ihm widersprechenden Beobachtungen von Henneguy. Soweit ich selbst

[1] Ihre Färbbarkeit mit Safranin, Bismarckbraun usw. ist schon lange bekannt.

über den Vorgang Klarheit erhalten konnte, scheint er nicht durchweg gleichartig zu verlaufen. Die klarsten Bilder ergab *D. lanceatum*. In zahlreichen Fällen fiel hier auf — was auch schon früheren Beobachtern wie Leuckart, Henneguy bekannt war —, daß die Schalentröpfchen in ihrem Innern kleine Flüssigkeitsvacuolen verschiedener Ausdehnung enthalten. Die Tropfen fließen zu größeren zusammen, die in gleicher Weise strukturiert sind (Fig. 3, 6). Frisch gebildete Schalen bestehen nun aus solchen Substanzmassen, die auffallend reich an jenen Vacuolen sind. Manchmal durchsetzen sie die ganze Schale völlig gleichmäßig, so daß sie das typische Bild einer Wabenstruktur zeigt, manchmal wechseln aber auch kleine regelmäßig gestellte Vacuolen mit großen und sehr großen Blasen ab (Fig. 5). Der Eindruck, den man aus allen diesen Bildern gewinnt, ist der, daß die Schalensubstanztröpfchen unter gleichzeitiger Emulsionierung zu einer zähflüssigen Masse zusammen-

Fig. 4.

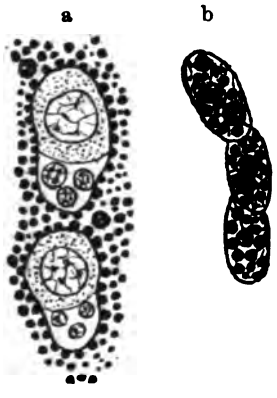


Fig. 5.

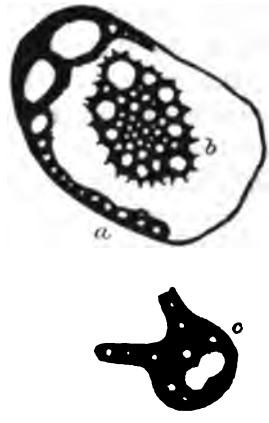


Fig. 4. *H. cylindracea*. a. Zwei Eier im Beginn der Schalenbildung. b. Drei Dotterzellen aus dem Dottergang.

Fig. 5. Struktur der Schale frischgebildeter Eier von *D. lanceatum*. a. optischer Durchschnitt. b. Oberflächenansicht desselben Eies. c. Schalenverdickung am Dotterzellpol eines Eies.

fließen, die um das Ei gegossen wird. Wie diese Schaummasse dann zu der homogenen Schale erstarrt, ist nicht mit Sicherheit festzustellen. Man beobachtet, daß zuerst an der Eioberfläche eine dickere homogene Schicht erstarrt, während die äußere, die Flüssigkeitsvacuolen enthaltende Masse, noch weich ist, wie aus ihrer Plasticität und Klebrigkeit hervorgeht. Wie sie dann erhärtet, vermag ich nicht anzugeben: ob dabei der Inhalt der Vacuolen mit erstarrt und die gleiche Lichtbrechung annimmt wie die übrige Schalensubstanz, oder ob die Flüssigkeit beim Erhärten der gelben Schalenmaterie ausgepreßt wird, ist nicht

zu entscheiden. Auf das vorherbeschriebene Stadium folgten stets fertige homogene Eischalen, die auch von Anfang an schon ihre definitive Dicke hatten. Auch das Studium des Tieres mit der erwähnten hypertrophischen Schalensubstanzproduktion gab keinen weiteren Anhaltepunkt. Die nicht zur Schalenbildung verwandten Substanzmassen flossen ebenfalls zu schaumigen Tropfen verschiedener Größe und Form zusammen, die dann schließlich homogen wurden (Fig. 3).

Neben dieser Form der Schalenbildung durch Zusammenfluß und Emulsionierung des Materials kommt sicher noch eine andre vor. Sie besteht darin, daß um das zu bildende Ei sich zuerst eine ganz dünne homogene Eischale bildet, jedenfalls durch Umfließen seitens einer geringen Quantität Schalensubstanz. Auf dieser Haut lagert sich dann appositionell neues Material auf, und zwar in Form von gleichmäßigen, nicht emulsionierten Substanztröpfchen, die eines neben dem andern die Oberfläche bedecken (Fig. 4 a). Diese Tröpfchen scheinen dann nicht zu verschmelzen, sondern miteinander verkittet zu werden, denn die junge Schale zeigt dann wieder eine typische Wabenstruktur, in der die Kittsubstanz die Wabenwände bildet, die Schalentropfen den Waben-inhalt. Daß in diesem Fall auch beim Erhärten der Schale keine Verschmelzung mehr eintritt, geht daraus hervor, daß ich zwei Tiere auffand, bei denen noch die alten, tiefbraunen Eier auf das schönste jene Struktur zeigten (Fig. 7). Ich brauche wohl nicht besonders hervorzuheben, daß eine Täuschung durch eine Oberflächenskulptur ausgeschlossen ist, die Struktur vielmehr im optischen Schnitt die ganze Dicke der Schale durchsetzt (Fig. 7 a). Es finden sich in der älteren Literatur Angaben, daß in der Trematodeneischale eine besondere Innenschicht zu unterscheiden sei. Bei der eben geschilderten Entstehungsart der Schale ist ihr Vorhandensein erklärt. Bei *D. lanceatum* kann man sie in der Tat auch bei derartigen Eiern nachweisen. Die Eier sind daran kenntlich, daß sie zunächst für Flüssigkeiten sehr permeabel sind und daher bei der Konservierung auf mehr als das doppelte Volumen anquellen können. In solchen Fällen löst sich dann bisweilen eine innere Schalenschicht von einer äußeren los. Noch einer Struktureigentümlichkeit muß schließlich Erwähnung getan werden, die sich bei nach diesem zweiten Modus entstandenen Schalen oft findet. Die Schalensubstanz erscheint nämlich bei Oberflächenansicht äußerst fein punktiert. Der optische Schnitt zeigt, daß die Punkte auf eine sehr feine radiäre Strichelung zurückzuführen sind. Ihr Zustandekommen ist mir unklar, sie findet sich aber bisweilen schon bei Schalentröpfchen, die noch im Dotterstock liegen (Fig. 9 b) und erhält sich bis ins reife gebräunte Ei.

Bei *H. cylindracea*, von der ich allerdings wegen ihrer Seltenheit

nur wenig Material besitze, konnte ich nur jenen zweiten appositionellen Modus der Schalenbildung beobachten (Fig 4a). Dagegen scheint *F. hepatica* sich durch besondere Labilität im Detailvorgang der Schalenbildung auszuzeichnen. Alles oben für *D. lanceatum* geschilderte läßt sich auch auf *F. hepatica* anwenden. Allerdings scheint mir hier die Ausbildung der Schale unter Emulsionierung verschmolzener Substanztropfen die Regel zu sein, da die Bilder der jungen, stark vacuolisierten Schalen fast in jedem Tier zu treffen sind. Doch glaube ich auch einige Male der Verkittung von Tröpfchen begegnet zu sein. In fertigen Schalen konnte allerdings hier eine analoge Struktur nicht nachgewiesen werden. Auf eine Eigentümlichkeit hat Henneguy schon hingewiesen, das Verschmelzen der jungen Schalenanlagen benachbarter Eier. Das ist in der Tat häufig zu beobachten, sogar noch bis in späte Stadien der Schalenbildung hinein, während *D. lanceatum* die gleiche Erscheinung höchstens in den ersten Anfängen der Eibildung zeigt.

Schubmann hatte nun für *F. hepatica* eine besondere Art der

Fig. 6.

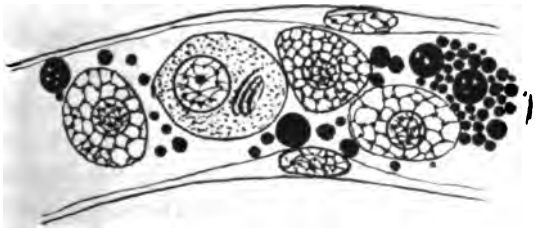


Fig. 7.

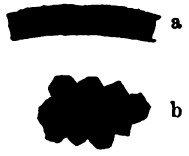


Fig. 6. *D. lanceatum*. Gruppe von einer besamten Eizelle, 3 Dotterzellen und Schalentropfen im Uterusanfang.
Fig. 7. *D. lanceatum*. Schalenstruktur fertiger, schon hellbrauner Eier. a. im optischen Schnitt; b. von der Fläche.

Schalenbildung angegeben. Es sollten sich die einzelnen Dotterzellen mit Schalensubstanz umgeben und dann verkleben, so daß das junge Ei entsprechend der Zahl der Dotterzellen ein Fachwerk von Schalensubstanzlamellen birgt, die später wieder gelöst werden. Henneguy aber bestreitet die Richtigkeit dieser Beobachtung. Er hat auch insofern recht, als in der Regel nichts derartiges zu sehen ist. Trotzdem bestehen Schubmanns Angaben zu Recht. Auch mir liegt eine *F. hepatica* vor, bei der die Schalenbildung in jener absonderlichen Weise vor sich geht. Das Tier zeichnete sich dadurch aus, daß sein Uterus außerordentliche Mengen von unverbrauchter Schalensubstanz enthielt, und ich gehe wohl nicht in der Annahme fehl, daß dieser Überschuß es ist, der abnormerweise eine derartige Schalenbildung herbeiführt.

Schon den älteren Autoren (z. B. Zeller 1876) war es bekannt,

daß sich in fertigen Trematodeneiern zwischen den Dotterzellen oder auch in den Dotterzellen Tropfen einer Substanz befinden, die zweifellos mit dem Material der Eischale identisch ist. Bei der geschilderten Entstehungsweise der Schale ist das nicht weiter zu verwundern und läßt sich dann auch bei größeren Trematodeneiern leicht feststellen. Bei *Polystomum integerrimum* wie bei *Fasciola hepatica* vermißt man sie wohl in keinem Ei. Auf ihre Neigung zu Drusenbildungen wies Schubmann hin; ich kann sie für die beiden erwähnten Arten bestätigen. Auf einige weitere die Schalenbildung betreffende Punkte werden wir noch im letzten Abschnitt zurückzukommen haben.

3. Die Eibildung.

Ein Versuch, uns aus den bisher vorliegenden Angaben eine Vorstellung über die Eibildung der Trematoden zu bilden, zeigt so recht, welche Fülle von Schwierigkeiten oft dem Verständnis der scheinbar einfachsten Vorgänge entgegensteht. Schon Braun (Bronns Kl. und Ordn. Trematoden S. 760) hebt hervor, wie unbefriedigend unsre diesbezüglichen Kenntnisse sind, und auch Schubmann und Henneguy weisen auf das gleiche hin. Eine vollständige Erklärung des Vorganges vermag ich leider auch nicht zu geben, glaube aber immerhin eine Anzahl Beobachtungen mitteilen zu sollen, die wenigstens einige Punkte klären. Die zu lösenden Fragen sind folgende: Wie kommt es, daß stets eine bestimmte Zahl von Dotterzellen mit nur einer Eizelle zur Bildung des Eies zusammentreten? Wie kommt die Schalenform zustande? Wie gelangt die Eizelle an den Pol der Dotterzellmasse? Wie kommt der Deckel der Schale zustande?

Was die erste Frage betrifft, so wird sie von früheren Autoren meist im Anschluß an die Verhältnisse der monogenetischen Trematoden dahin beantwortet, daß die betreffenden Gänge abwechselnd eine bestimmte Zahl von Dotterzellen und eine Eizelle in das Ootyp bzw. den Anfang des Uterus entleeren, wo sie dann zu Eiern zusammengeballt werden. Das wäre natürlich der einfachste Mechanismus. Daß er auch für *D. lanceatum* wahrscheinlich ist, geht daraus hervor, daß man oft Tiere findet, deren Uterusanfang 2 oder 3 Gruppen von je einer Eizelle und mehreren Dotterzellen birgt. Fig. 6 zeigt eine solche Gruppe. Wollte man diesen Mechanismus nicht annehmen, so bliebe nur eine aktive Tätigkeit der Dotter- bzw. Eizellen möglich, eine aktive Bewegung, ein Cytotropismus oder ähnliches. Daß letzteres ausgeschlossen ist und der Mechanismus nur außerhalb der beteiligten Zellelemente liegen kann, geht zur Evidenz aus den Verhältnissen des schon öfters herangezogenen *D. lanceatum* hervor, dessen Uterus zuviel Dotterzellen und Schalenmaterial enthielt. Hier finden sich nun neben ganz normalen

Eiern zahllose beschalte Eier von unnormaler Zusammensetzung, von denen einige in Fig. 8 abgebildet sind. Da sind Eier, welche nur eine Eizelle und gar keine Dotterzellen enthalten. Im abgebildeten Fall hat sich die Eizelle dadurch nicht hindern lassen, in ganz normaler Weise ihre Reifungsteilungen durchzumachen und steht im Stadium der beiden Vorkerne (a). Daneben liegen Eier, die 3—6 Dotterzellen enthalten, aber keine Eizelle (c), und in Fig. 8b ist sogar ein Ei abgebildet, das nur eine Dotterzelle enthält. Dies beweist meines Erachtens, daß für die Zusammensetzung des Eies aus der bestimmten Zahl von Elementen nur ein Reflexmechanismus verantwortlich gemacht werden kann, der in bestimmtem Rhythmus der eibildenden Peristaltik des Ootyps oder Uterus das Material liefert. Ist jener Mechanismus unterbrochen — in unserm Fall durch Abgabe von zu vielen Dotterzellen —, so werden eben anormale Eier gebildet, obwohl die eiformende Tätigkeit des Uterus ganz normal arbeitet, wie das Resultat lehrt. Ist von seiten des Eileiters eine fehlerhafte Tätigkeit vorhanden, so kann auch ein Ei

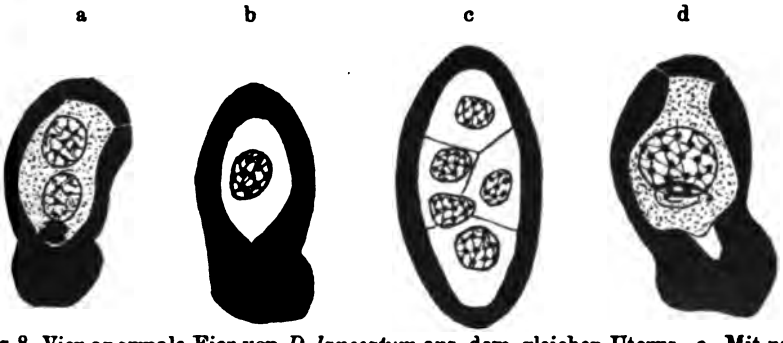


Fig. 8. Vier anormale Eier von *D. lanceatum* aus dem gleichen Uterus. a. Mit nur einer Eizelle im Stadium der beiden Vorkerne, unten die beiden Richtungskörperchen; b. mit nur einer Dotterzelle: c. mit 5 Dotterzellen ohne Eizelle; d. mit nur einer besamten Eizelle.

mehrere Eizellen erhalten. (Für *Polystomum* habe ich solche Fälle erwähnt Goldschmidt 1902.) Eines muß allerdings hinzukommen, nämlich, daß die Dotterzellen nach Ausstoßung der Schalentröpfchen eine gewisse Klebrigkeit erhalten. Diese ist in der Tat nachzuweisen. An ganz frischen Dotterzellconglomeraten kann man beobachten, daß ihre Oberfläche von einer Substanz überkleidet wird, die Fäden zieht und so manchmal mit einem pseudopodienartigen Faden oder auch mehreren an der Uteruswand oder benachbarten Eiern befestigt ist. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, daß die Pseudopodienbildung, die v. Linstow (1877) an den Dotterzellen von *Diplodiscus subclavatus* beobachtet haben will, auf die gleiche Erscheinung zurückzuführen ist.

Die zweite Frage, das Zustandekommen der Schalenform, läßt sich

wohl am leichtesten beantworten. Bei Formen mit Ootyp stellt sie natürlich dessen Ausguß dar, und wo ein solches fehlt, übernimmt der in peristaltischer Bewegung befindliche Uterusanfang die gleiche Funktion, wie sich bei *D. lanceatum* leicht beobachten läßt. Der Zellhaufen erhält natürlich durch die gleichen Kräfte zuerst seine Form, und ihm schmiegt sich das weiche Schalenmaterial an. Die Quantität der dabei verwandten Schalensubstanzen muß aber durch die Kontraktionen der Uteruswandung bestimmt werden. Denn wie Fig. 8 zeigt, haben die Eier, die nur eine Zelle enthalten, trotzdem etwa das gleiche Schalenmaterial zur Verfügung gehabt wie normale Eier, so daß am Hinterende ein dicker und vom Ei durch eine Furche abgesetzter Knopf von Schalenmasse sich bildet. Im gleichen Sinn beweisend ist übrigens auch die Bildung tauber Eier. Im gleichen Objekt befinden sich an einer Stelle eine Anzahl von leeren Blasen aus Schalensubstanz (Fig. 3). Sie zeigen besonders schön die oben erwähnte feine radiäre Strichelung. Von normalen Eiern unterscheiden sie sich durch ihre geringere Größe und dadurch, daß der Innenrand der Schale nicht glatt, sondern unregelmäßig ausgefranst erscheint. Eine Schwierigkeit bieten schließlich nur die Verhältnisse von Formen, bei denen die Eibildung in einem weiten Uterusteil inmitten eines Haufens von Dotterzellen und Eizellen vor sich geht, wie z. B. *F. hepatica*. Sie zu lösen gelang mir bis jetzt ebensowenig als andern Beobachtern.

Besonders schwer ist die Frage zu beantworten, wie die Eizelle stets an den Pol des Dotterzellenhaufens gelangt. Zu ihrer Klärung vermag ich ebensowenig wie frühere Beobachter Tatsachenmaterial beizubringen. Das einzige, was sich anführen ließe, ist die Klebrigkeit der Dotterzellen. Falls die Eizelle davon nicht betroffen wird, ist es denkbar, daß die Dotterzellen zu einem Haufen zusammenkleben, von dem die Eizelle unabhängig bleibt. Bei der eibildenden Peristaltik des Ootyps bzw. Uterus muß sie dann an einem Pole dem Haufen angefügt werden. Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht, daß man speziell bei *F. hepatica* im Uterusanfang oft verbundene Haufen von Dotterzellen, in der für die Eibildung richtigen Zahl findet, ohne daß ihnen noch eine Eizelle anhängt, ferner, daß in Eiern von *D. lanceatum*, deren Inhalt bei der Konservierung geschrumpft ist, die Dotterzellen sich als Ganzes von der Eizelle trennen.

Was endlich die besonders rätselhafte Bildung des Eideckels betrifft, so gibt über die Art seines Zustandekommens wieder jenes anormale *D. lanceatum* beweiskräftige Auskunft. Betrachtet man das in Fig. 8 d abgebildete Ei, das in der Schale nur eine besamte Eizelle birgt, so fällt sofort auf, daß an dem Deckelpol die Eizelle eine Art von stempelförmigem Fortsatz bildet, dessen in Wirklichkeit natürlich einen

Kreis bildender Rand mit der Grenze des Deckelchens zusammenfällt. Es führt dies auf die Idee, daß die Eizelle vielleicht durch Vorstrecken einer Art von Pseudopodium die Bildung der Schalensubstanz an ihrer Oberfläche unterbricht und so das Zustandekommen des Deckels ermöglicht. Daß diese Deutung das Richtige trifft, geht wohl mit Sicherheit aus zahlreichen andern anormalen Eiern hervor, die der gleiche Uterus birgt. Es finden sich nämlich Eier, die nur Dotterzellen, keine Eizelle enthalten, und solche haben niemals einen Deckel! In Fig. 8c ist ein Ei von völlig normaler äußerer Form abgebildet, das nur 5 Dotterzellen enthält; ein Deckel fehlt ebenso wie bei dem in Fig. b abgebildeten Ei, das nur eine Dotterzelle einschließt. Eier mit Eizelle haben dagegen stets einen Deckel, wie z. B. die beiden Eier Fig. 8a, d mit nur einer Eizelle zeigen. Daß die Eizelle stets am Deckelpol des Eies liegt, ist damit natürlich ebenfalls erklärt.

4. Dotterzellen, Schalendrüse und Hüllmembran.

Ich glaube im vorstehenden bewiesen zu haben, daß die zuerst von Henneguy für *F. hepatica* angegebene Bildung

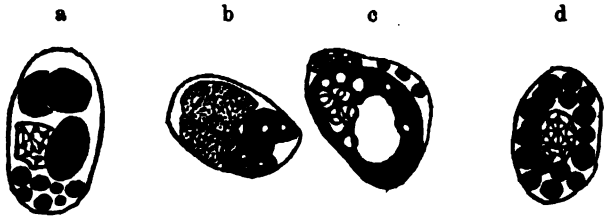


Fig. 9. Vier Dotterzellen aus dem Dotterstock von *D. lanceatum*. d. Normal; a, b, c, verschiedene Formen frühzeitiger Emulsionierung der Schalentropfen.

der Eischale der Trematoden aus von den Dotterzellen geliefertem Material die einzige Art der Schalenbildung darstellt, und daß das alte Dogma, daß die Schalendrüse die Schale ausscheidet, fallen muß. Welche Bedeutung kommt aber dann der Drüse, die richtiger als Mehlissche Drüse zu bezeichnen ist, wie es Henneguy auch tut, zu? Wenn man sich an den typischen Emulsionierungsvorgang erinnert, dem die Schalentropfen bei der Schalenbildung unterliegen, könnte man vielleicht zu der Annahme gelangen, daß es sich dabei um eine Mischung der Tropfen mit einem Secret der Mehlisschen Drüsen handeln könne. Es läßt sich aber nachweisen, daß dies nicht zutrifft, indem gelegentlich diese Emulsionierung schon im Dotterstock innerhalb der Dotterzellen eintritt. In Fig. 9 sind 4 Dotterzellen aus dem Dotterstock abgebildet, *d* ist eine typische Zelle[2].

[2] Ihre vollständige Erfüllung mit Schalentropfen läßt sich in der angewandten Zeichenweise natürlich nicht richtig wiedergeben.

In *a* sind bereits einige Schalentropfen zu drei größeren Körpern zusammengeflossen, während auch noch einige kleinere vorhanden sind. Einer der drei großen Tropfen ist ganz gleichmäßig fein vacuolisiert. Die in *b* abgebildete Zelle enthält außer dem Kern nur 4 Schalentropfen, von denen zwei sehr fein punktiert erscheinen, während zwei grob vacuolisiert sind. In der Zelle *c* sind endlich fast sämtliche Schalentropfen zu einer großen Masse zusammengeflossen, die ähnlich wie junge Eischalen oder Schalenmaterial im Uterus mit großen und kleinen Vacuolen erfüllt ist. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß das Secret der Mehlisschen Drüsen mit diesem Vorgang nichts zu tun hat, sondern daß es sich um eine Entmischung handelt.

Eine andre Möglichkeit wäre, daß die Mehlisschen Drüsen ein Ferment oder eine osmotisch wirksame Substanz ausscheiden, die es bewirkt, daß die Dotterzellen sich ihrer Schalentropfen entledigen. Auch dies ist jedoch auszuschließen, denn einmal kommt es gelegentlich vor — *D. lanceatum* —, daß die Entleerung schon in den Dottergängen stattfindet, dann aber wird auch beobachtet — *F. hepatica* —, daß sie weit vorn im Uterus in großer Entfernung von der Drüse stattfindet. Schließlich gibt es ja auch Trematoden, die gar keine Mehlissche Drüse besitzen, wie *Aspidogaster*, und doch normale Eier bilden. Es wäre interessant, letztere Form auf die Eibildung zu untersuchen, leider ist sie aber hier in München nicht zu finden. Aus dem gleichen Grund sind denn auch alle andern Möglichkeiten, die sich auf eine Teilnahme bei der Eibildung beziehen, wie ein Aufweichen der Schalentropfen (Henneguy), oder ein Kitt zu ihrer Verklebung zurückzuweisen. Als das Wahrscheinlichste möchte mir erscheinen, daß die Drüse einfach eine wässerige Flüssigkeit ausscheidet, die den Uterus erfüllt und in der die Eier natürlich suspendiert sind.

Was bedeuten nun die Dotterzellen? Daß eine ihrer Funktionen ist, das Schalenmaterial zu liefern, steht fest. Daß dies für alle, auch die hier nicht untersuchten Formen gilt, kann keinem Zweifel unterliegen, denn stets werden in ihnen die gelben, stark lichtbrechenden Körner beschrieben, die natürlich Schalentropfen sind. Daneben aber könnten die Dotterzellen ja die ihnen von alters her zugeschriebene Funktion haben, der sie ihren Namen verdanken. Ist das der Fall, dann kann man natürlich verlangen, daß Dotterzellen auch Dotter enthalten. Merkwürdigerweise hat man dies nur höchst selten zu beweisen gesucht, sondern einfach die Schalentropfen als Dotterkörner bezeichnet und keinerlei Anstoß daran genommen, daß sie, was schon den ältesten Autoren bekannt war, in allen Fettlösungsmitteln unlöslich sind, und daß sie im fertig gebildeten Ei überhaupt nicht mehr da sind. Nur

Leuckart unterschied bei *F. hepatica* um den Kern liegende lösliche Körnchen von den großen gelben Körnern, deren Ausstoßung aus den Zellen er beobachtete. Wie steht es nun mit der Anwesenheit der Dottersubstanzen? Für *D. lanceatum* und viele andre Trematoden mit kleinen Dotterzellen steht es fest, daß das Protoplasma vollständig erfüllt ist von den Schalentropfen, zwischen denen nur noch ein äußerst zartes Plasmanetz oder richtiger Wabenwerk übrig bleibt. Im Uterus und im fertigen Ei enthalten die Dotterzellen überhaupt nichts mehr als dieses Plasma und den Kern; von Dotter oder irgendwelchen andern Nährsubstanzen kann überhaupt nicht die Rede sein. Bei Formen, deren Eier zahlreiche und große Dotterzellen enthalten, wie *F. hepatica* und *Polystomum integerrimum*, sind die Zellen allerdings nicht vollständig von den Schalentröpfchen erfüllt, sondern enthalten im centralen Plasma noch stark färbbare Schollen, die schon Leuckart für die eigentlichen Dottersubstanzen angesprochen hatte und die Henneguy näher beschreibt. Ich kann dessen Schilderung bestätigen und verweise deshalb auf sie und füge nur zu, daß die Substanzen bei *Polystomum* noch schöner ausgebildet sind. Haben diese Substanzen nun etwas mit Dotter zu tun? Nach ihren Löslichkeitsverhältnissen nicht. Aber sie könnten ja von besonderer chemischer Beschaffenheit sein; ihre Natur als Nährmaterial ginge dann deutlich aus dem Verhalten im Ei hervor, indem sie im Laufe der Entwicklung vom Embryo verbraucht werden müßten. Davon kann aber nicht die Rede sein: bei *Polystomum* sind die Dotterzellen in Eiern, die einen entwickelten Embryo enthalten, genau so strukturiert, wie in frisch abgelegten Eiern, die Kerne sind intakt und die erwähnten Schollen unverbraucht, höchstens in kleinere Körnchen zerfallen[3]. Die Dotterzellen spielen bei der Ernährung des Embryo sicher keine Rolle, die Bezeichnung ectolecithales Ei der Trematoden — eine Neuuntersuchung dürfte dies auch für Turbellarien und Cestoden bestätigen — ist falsch, die sogenannten Dotterzellen sind überhaupt keine Dotterzellen.

Natürlich muß ihnen außer der Schalenbildung noch eine andre Funktion zukommen, da sie sonst nicht am Aufbau des Eies teilnähmen. In sehr beschränktem Maße kann dabei eine Ernährungsfunktion in Betracht kommen, wenigstens bei dotterzellreichen Eiern. Aber nicht eine Ernährung des Embryo[4], sondern eine Ernährung der fertigen

[3] Die wirkliche Bedeutung dieser Körnchen ist vielmehr die einer Vorstufe in der Bildung der Schalentropfen. Auf das cytologische Detail des Vorganges sei hier nicht eingegangen.

[4] Die irrtümliche Angabe von Looss über die Aufnahme von Dotterzellkernen in den Embryo wurde von mir schon früher widerlegt (1905).

Larve. Ähnlich wie etwa ein junger Blutegel, ehe er den Kokon verläßt, von dessen Inhaltsflüssigkeit lebt, so kann auch ein Miracidium, ehe es die Schale durchbricht, die Dotterzellen aufzehren. Für die *Polystomum*-Larve ist der Vorgang seinerzeit von Zeller direkt beobachtet worden. Daß aber dies die Hauptfunktion der Dotterzellen im Ei sei, ist höchst unwahrscheinlich; denn der Inhalt des Eies ist doch sehr schnell verschluckt, und die Larve schlüpft, wenn sie fertig gebildet ist, auch gleich aus.

Andre Erscheinungen geben uns vielleicht einen Fingerzeig, wo die Hauptfunktion der Zellen zu suchen ist. Nachdem die Dotterzellen die Schalentropfen entleert haben, erscheinen sie schlaff und geschrumpft, im frischgebildeten Ei sind sie dagegen wieder turgeszent Es folgt daraus, daß sie sich inzwischen mit Flüssigkeit vollgesogen haben. Nun wußte bereits Sommer, daß bei *F. hepatica* die Dotterzellen sich in den jungen Eiern beträchtlich vergrößern und dadurch das ganze Ei an Größe zunimmt. Das gleiche aber gilt auch für viele andre Trematoden (Literatur s. bei Braun). Es geht daraus hervor, daß die Dotterzellen sich noch weiterhin mit Flüssigkeit imbibieren, die durch die frischgebildete Schale noch hindurch diffundiert. (Ihre Permeabilität läßt sich bei *D. lanceatum*, wie schon oben erwähnt, leicht feststellen.) Das deutet meines Erachtens nun die Richtung an, in der die Funktion der Dotterzellen zu suchen ist. Bekanntlich ist ein großer Teil des embryonalen Wachstums auf Kosten von Wasseraufnahme zu setzen. Durch die impermeable Schale vermag solches nicht einzudringen, trotzdem erreicht der Embryo das Vielfache der Größe des Ausgangsmaterials; er nimmt also aus dem Inhalt der Eischale, d. h. den sogenannten Dotterzellen, die notwendige Flüssigkeit, und diese bereitzustellen dürfte deren Hauptfunktion sein.

Wie wahrscheinlich die Annahme ist, wird sich zeigen, wenn wir zum Schluß noch die Verhältnisse des absonderlichen Trematoden *Zoogonus mirus* ins Auge fassen, denen ich jetzt, nachdem ich mit den oben berichteten Tatsachen bekannt wurde, eine andre Deutung geben muß, als ich es in früheren Publikationen tat. *Zoogonus* besitzt an Stelle eines Dotterstockes eine rudimentäre Drüse, aus der Zellen austreten, die sich zu je zweien einer Eizelle anlegen. Ich glaubte nun feststellen zu können, daß die beiden Zellen das Ei umwachsen und so eine Hüllmembran bilden, die also von den Homologen der Dotterzellen stammt, und nicht von Embryonalzellen, wie seit Schauinsland (1883) für alle Trematoden angenommen wird und für *F. hepatica* auch neuerdings wieder von Schubmann (1905) und Ortmann (1908) bestätigt wurde. Dieser meiner Darstellung setzte nun Janicky (1907) eine andre entgegen, die er aus dem Vergleich mit der Tänienentwicklung erschloß

und an meinen ihm vorliegenden Präparaten bestätigt fand. Die feine Membran, die das Ei umhüllt, sei eine echte Eischale und von den beiden Dotterzellen unabhängig. Das Anwachsen des Eies seitens letzterer werde nur durch kalottenförmiges Anschmiegen vorgetäuscht, und durch den Besitz von Dotterkörnchen im Innern erwiesen sich die Zellen als wirkliche Dotterzellen. Ich habe mich nun in der Tat überzeugt, daß Janicky in den beiden ersten Punkten recht hat. Es läßt sich gelegentlich sehen, daß die feine gelbliche Haut sich auch über die beiden Dotterzellen weg fortsetzt und daraus schließen, daß diese Membran keine Hüllmembran darstellt, sondern eine häutige Eischale. Was die in den Dotterzellen vorhandenen Dotterkörnchen betrifft, so ergibt sich aber, daß sie nichts andres sind als die bekannten gelben Körner, d. h. Schalenmaterial. Ich habe nunmehr ein solches Dotterzellenpaar im Dottergang aufgefunden, das seine Schalensubstanzen gerade als gelben Tropfen entleert hat (Fig. 10), und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß sich daraus die minimale Schale bildet. Meine frühere Darstellung ist somit in diesen Punkten richtig zu stellen und meine sowie Bresslaus (1904) Ausführungen über die Homologie der Hüllmembran hinfällig. Den oben gegebenen Tatsachen der Eibildung andrer Trematoden führen aber diese Feststellungen neues Belegmaterial zu: *Zoogonus* hat keine Schalendrüse, aber eine Eischale, nur zwei rudimentäre Dotterzellen werden dem Ei beigegeben, und so hat dies auch eine rudimentäre häutige Schale; die Dotterzellen verändern sich überhaupt nicht mehr bei der Entwicklung, sie sind aber in größerer Zahl oder besserer Ausbildung auch überflüssig, denn durch die häutige Eischale hindurch kann ja der Embryo so viel Flüssigkeit aufnehmen, wie er braucht.

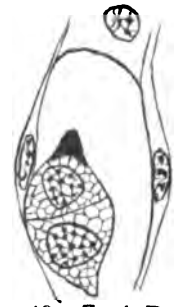


Fig. 10. Zwei Dotterzellen von *Zoogonus mirus* im Dottergang mit einem kleinen ausgeschiedenen Schalentropfen.

Zitierte Literatur.

Braun, M. (1879—93), Trematodes. In: Bronns Klassen und Ordnungen.

Bresslau, E. (1904), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. Zeitschrift wiss. Zool. Vol. 76.

Goldschmidt, R. (1902), Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei *Polystomum integerrimum*. Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 71.

— (1905), Eireifung, Befruchtung und Embryonalentwicklung des *Zoogonus mirus* Lss. Zool. Jahrb. (Anat.) Vol. 21.

Henneguy, L. F. (1906), Recherches sur le mode de formation de l'œuf ectolécithe du *Distomum hepaticum*. Arch. Anat. micr. Vol. 9

Janicki, C. von (1907), Über die Embryonalentwicklung von *Taenia serrata* Goeze. Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 87.

Leuckart, R. (1876, 1886—1901), Die menschlichen Parasiten und die von ihnen herrührenden Krankheiten. Leipzig. 1. u. 2. Aufl.

Linstow, E. v. (1877), Helminthologica. Arch. Naturgesch. Vol. 43.

Looss, A. (1892), Über *Amphistomum subclavatum* und seine Entwicklung. Festschr. f. Leuckart. Leipzig.

Ortmann, W. (1908), Zur Embryonalentwicklung des Leberegels. Zool. Jahrb. (Anat.) Vol. 26.

Schauinsland, H. (1883), Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden. Jenaische Zeitschr. Naturw. Vol. 16.

Schubmann, W. (1905), Über die Eibildung und Embryonalentwicklung von *Fasciola hepatica* L. Zool. Jahrb. (Anat.) Vol. 21.

Sommer, F. (1880), Zur Anatomie des Leberegels. Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. 34.

Zeller, E. (1876), Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Polystomen. Zeitschr. wiss. Zool. Vol. 27.

1903

8

Ueberreicht vom Verfasser.

Histologische Untersuchungen an Nematoden.

I. Die Sinnesorgane von Ascaris lumbricoides L. und A. megalocephala Cloqu.

Von

Dr. Richard Goldschmidt.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Hierzu Tafel 1—5 und 4 Abbildungen im Text.

Abdruck

aus den

Zoologischen Jahrbüchern.

Abtheilung für Anatomie und Ontogenie der Thiere.

Herausgegeben von Professor Dr. J. W. Spengel in Giessen.

Achtzehnter Band, Heft 1. 1903.

Ausgegeben am 8. Juni 1903.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Dieser Separat-Abdruck ist im Buchhandel nicht erhältlich. Es kann nur das betr. Heft der „Zoologischen Jahrbücher" bezogen werden.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Histologische Untersuchungen an Nematoden.

I. Die Sinnesorgane von Ascaris lumbricoides L. und A. megalocephala Cloqu.

Von

Dr. Richard Goldschmidt.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Hierzu Tafel 1—5 und 4 Abbildungen im Text.

Inhalt.

Einleitung.
Material und Methoden.
I. Der Bau der Lippen und ihrer Sinnesorgane.
A. Topographie.
a) Das eigentliche Lippengewebe.
b) Die Vertheilung der Nerven im Vorderende.
c) Die Stütz- und Geleitzellen der Sinnesorgane.
Literatur zu A.
B. Histologie.
a) Das Lippengewebe.
b) Die Stütz- und Geleitzellen.
c) Die Lippensinnesorgane.
Literatur zu B.
II. Die Halspapillen.
A. Topographie.
B. Histologie
a) Die Cuticula.
b) Die Stütz- und Geleitzelle.
c) Das nervöse Endorgan.
Literatur zu II.
III. Die Analpapillen.
A. Topographie.
B. Histologie.
Literatur zu III.
IV. Schlussbemerkungen.
Literaturverzeichniss.
Erklärung der Abbildungen.

Einleitung.

Unsere Kenntnisse vom feinern Bau des Nematodenkörpers sind trotz mancher älterer wie neuerer Arbeiten noch recht wenig vertieft, so dass eine erneute Untersuchung mit modernen Methoden selbst bei diesen beiden unserer gemeinsten Parasiten Erfolg versprechen durfte. In vorliegender Arbeit sollen die Resultate mitgetheilt werden, so weit sie sich auf den feinern Bau der Sinnespapillen beziehen, deren Kenntniss in histologischer Hinsicht in keinem Verhältniss steht zu der Bedeutung, die diesen Organen in der Systematik der Nematoden beigemessen wird. Weitere Mittheilungen über andere Organsysteme werden, wie ich hoffe, bald folgen.

Die Untersuchung wurde hauptsächlich an *Ascaris lumbricoides* ausgeführt, zunächst nur, weil diese Form hier leichter zu beschaffen ist. Es hat sich dann aber auch ergeben, dass sie trotz ihrer geringern Grösse viele Verhältnisse klarer erkenen lässt und auch der technischen Behandlung leichter zugänglich ist als *A. megalocephala*. Es sei deshalb der folgenden Darstellung vor allem *A. lumbricoides* zu Grunde gelegt, während für *A. megalocephala* im Anschluss an die einzelnen Abschnitte nur die Punkte näher besprochen werden sollen, in denen sie sich von der kleinern Form unterscheidet.

Naturgemäss zerfällt die Arbeit, entsprechend den drei Gruppen von Sinnesorganen, in drei grössere Abschnitte, in denen die Lippensinnesorgane, die Halspapillen und die Genitalpapillen des Männchens behandelt werden. Jede einzelne dieser Abtheilungen zerfällt wieder in einen topographischen und einen rein histologischen Theil, eine Trennung, die hauptsächlich im Hinblick auf die Darstellung des Baues der Lippensinnesorgane nöthig wird. Es hat sich nämlich ergeben, dass diese Organe in engsten Beziehungen zu dem Bau der Lippen stehen, welch letzterer nur im Zusammenhang mit den Sinnesorganen verstanden werden kann. Die merkwürdigen Verhältnisse, die sich in Bezug auf die Zusammensetzung der Lippen ergeben haben, werden es rechtfertigen, wenn ihrer Darstellung ein wesentlicher Theil dieser Arbeit gewidmet ist.

Bevor ich die Darstellung meiner Untersuchungen beginne, sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer und Chef, Herrn Prof. BÜTSCHLI, für die Anregung zu diesen Untersuchungen zu danken. Zu Dank bin ich ferner den Herren Schlachthausthierarzt MÜLLER, Bezirksthierarzt THOMAS und Schlachthausdirector ZAHN verpflichtet für ihre zuvorkommende Hülfe bei Beschaffung des Materials.

Material und Methoden.

Als Untersuchungsmaterial dienten *Ascaris lumbricoides* aus dem Schwein und *A. megalocephala* aus dem Pferd. Die Objecte wurden an Ort und Stelle direct nach der Entnahme aus dem Darm in die Fixirungsflüssigkeit eingelegt. Es ist dabei unbedingt nöthig, so kleine Stücke wie möglich zu nehmen, da ein schnelles Eindringen der Flüssigkeit sonst ausgeschlossen ist. Werden ganze Thiere unverletzt eingelegt, so sind sie histologisch immer schlecht conservirt, da die dicke Cuticula sich für Fixirungsflüssigkeiten als ausserordentlich undurchlässig erweist. Es ist mir daher auch unverständlich, dass APÁTHY (1) die besten Bilder erhalten haben will, wenn er die ganzen Thiere mit heissem Sublimatalkohol fixirte. Ich konnte bei genauester Befolgung seiner Angaben nur das Gegentheil finden[1]). Ich schneide den lebenden Würmern das Vorderende nicht weit hinter dem Nervenring mit einem scharfen Messer ab, ebenso das Hinterende der Männchen, so weit die Genitalpapillen reichen und bringe sie sofort in die Fixirungsflüssigkeit. Beim männlichen Hinterende empfiehlt es sich, noch den dorsalen Theil mit dem Rasirmesser zu entfernen oder dorsal aufzuschneiden, da sonst die Flüssigkeit zu langsam in die äusserste Spitze gelangt. Die besten Resultate ergab Sublimat-Essigsäure (Sublimat $^1/_2$ conc. + 2 Proc. Eisessig), die nach einigen Versuchen ausschliesslich angewendet wurde. Nächstdem erwiesen sich als brauchbar concentrirte Sublimatlösung, PERENYI'sche Flüssigkeit und Alkohol-Essigsäure (70proc. Alkohol 4 Theile + 1 Theil 43proc. Essigsäure). Schlechte Resultate gaben Pikrinschwefelsäure, Pikrinessigsäure, Chromessigsäure, HERMANN'sche Flüssigkeit. Die in gewöhnlicher Weise durch Chloroform in Paraffin eingebetteten Stücke wurden in Schnittserien von 2—6 μ Dicke zerlegt. Für das Studium des Vorderendes sind am wichtigsten Längsschnitte, ohne die die Querschnittsbilder unverständlich bleiben müssen. Am besten werden sie frontal, d. h.

1) Bei APÁTHY's Angaben handelt es sich vor allem um die Darstellung der Neurofibrillen. Es erscheint mir nicht uninteressant, schon hier darauf hinzuweisen, dass ich im Allgemeinen die Neurofibrillen in den Nerven dann am schönsten fand, wenn sowohl letztere als auch die übrigen Gewebe histologisch am schlechtesten erhalten waren. Vergl. dazu auch, was SEMI MEYER (11) schreibt: „Auf Frische des Materials ist nicht so grosses Gewicht zu legen; ich habe an Gehirnen von Ostseeheringen, die meist nicht sehr frisch auf den Markt kommen können, die Fibrillen sehr gut erhalten gesehen" (!).

parallel der Ebene, die die beiden Seitenlinien verbindet, geführt. Die Halspapillen können ausschliesslich nur auf solchen Schnitten studirt werden.

Die Objecte wurden theils in toto, theils auf dem Objectträger gefärbt. Zum Durchfärben empfiehlt sich sehr die ältere HEIDENHAIN'sche Methode mit Hämatoxylin-chromsaurem Kali. Die Stücke kommen über Nacht in eine $^1/_2$—$^1/_4$-proc. wässrige Hämatoxylinlösung und dann sofort für eben so lange in 1proc. chromsaures Kali, werden dann mit Wasser ausgewaschen und in der gewohnten Weise eingebettet. Es giebt dies eine recht intensive und doch durchsichtige Färbung. Zum Färben der Schnitte wurde hauptsächlich DELAFIELD's Hämatoxylin-Eosin angewandt. Auch Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinsäure nach VAN GIESON giebt schöne Bilder. Vergoldung nach APÁTHY wurde ohne besondern Erfolg versucht, während Proben mit intravitaler Methylenblauinjection ganz resultatlos verliefen.

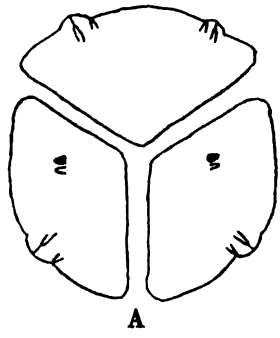
I. Der Bau der Lippen und ihrer Sinnesorgane.

A. Topographie.

Bekanntlich ist der Mund der Ascariden von drei zapfenförmigen Erhebungen umstellt, den Lippen, die derart angeordnet sind, dass eine genau dorsal stehende als Oberlippe, zwei mehr seitliche als Unterlippen unterschieden werden können. Die Symmetrieebene des Körpers theilt also die Oberlippe in symmetrische Hälften und trennt die Unterlippen von einander. Der ganze Apparat ist von dem übrigen Körper durch eine tiefe Ringfurche geschieden. Die die Körperoberfläche des Wurmes überkleidende Cuticula ist im Bereich der Lippen stark verdickt und sendet in das Innere einer jeden in ihrer der Mundhöhle zugekehrten Mittellinie einen ziemlich tief einragenden, leistenförmigen Vorsprung, durch den das Gewebe der Lippen bereits dem unbewaffneten Auge in zwei gleiche Massen gesondert erscheint. An bestimmten, symmetrisch gelagerten Stellen bildet die Cuticula nun warzenartige Erhebungen, in die Vorstülpungen des Lippengewebes treten, und dies sind die Papillen, deren Betrachtung wir uns jetzt zuwenden wollen.

Wir haben 4 solcher Papillen, die dem hintern Rande der Lippen näher gelagert sind und eine derartige symmetrische Anordnung zeigen, dass der Oberlippe zwei, den Unterlippen je eine zukommt. Ihre Lage wäre als interlineal zu bezeichnen, wenn wir

entsprechend den Seiten-, Rücken- und Bauchlinien des Thieres die Lage in den beiden auf einander senkrechten Hauptebenen des Körpers als lineal bezeichnen oder nach der gewöhnlichen Terminologie als submedian. Diese Anordnung ist aus der schematischen Textfig. A (nach Hesse [6]) zu ersehen. Jede dieser Papillen enthält die Endapparate von zwei verschieden gebauten Sinnesorganen, die wir nach ihrer Lage zur Symmetrieebene als mediales resp. laterales submedianes Lippensinnesorgan bezeichnen wollen. Ausser diesen gewöhnlich schlechthin als Papillen bezeichneten Apparaten besitzt jede Unterlippe noch zwei weitere, ebenfalls unter sich verschiedene Sinnesorgane, die aber nur von schwachen Erhebungen der Cuticula begleitet sind. Sie liegen nahe bei einander in der gleichen Querschnittsebene, nicht weit vom Vorderende der Lippen entfernt, und zwar genau lateral, in der Fortsetzung der Seitenlinien. Sie seien als dorsales resp. ventrales Lateralsinnesorgan der Unterlippe bezeichnet.



A

Diese Sinnesapparate der Lippen bedingen deren Aufbau aus drei verschiedenen Gewebselementen, die nunmehr gesondert betrachtet werden müssen. Es sind dies das eigentliche Lippengewebe, die Nerven und die merkwürdigen Geleit- und Stützzellen der Sinnesnerven. Da hierfür aber der gewebliche Aufbau des ganzen Vorderendes des Thieres in Betracht kommt, so seien zuerst einige Vorbemerkungen hierüber vorausgeschickt.

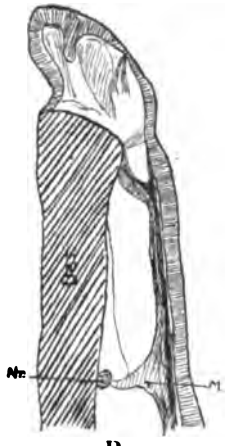
Das Kopfende unserer Spulwürmer, also der vor dem Nervenring gelegene Körpertheil, verhält sich bis auf die Lippen in seinem Aufbau nicht viel anders als der übrige Körper. Unter der äussern Cuticula liegt die Subcuticula, die sich dorsal, ventral und lateral zu den Rücken-, Bauch- und Seitenlinien erhebt. Im Gegensatz zu dem Haupttheil des Körpers aber reichen diese Linien hier bis zum Oesophagus, oder besser, sie sind mit diesem wie unter sich durch ein eigenartiges Gewebe verbunden, welches den Nervenring und den Oesophagus bis zu den Lippen umgiebt. In diesem Gewebe verlaufen die Nerven und deren Geleit- und Stützzellen nach vorn. Am mächtigsten ist es auf der Höhe des Nervenrings, während es nicht weit hinter diesem aufhört. In den schematischen Längsschnitten durch das Vorderende (Fig. 39, 40), deren Erläuterung später erfolgt, ist es mit *gw* bezeichnet. Sein histologischer Bau ist der gleiche wie der der

Hauptmasse der Seitenlinie[1]). Die Subcuticula selbst nimmt nach vorn allmählich an Dicke ab. Sie kleidet nicht etwa die ganzen Lippen aus, sondern erstreckt sich nur unter deren Aussenfläche bis zu der Höhe der Papillen, in deren Nähe sie stark verschmälert endet (Fig. 39). In den Unterlippen reicht sie dorsal und lateral etwas weiter nach vorn, ebenfalls bis zur Höhe der lateralen Papillen. Die Innenseite der Lippen, die ja auch von der Körpercuticula überzogen ist, die sich hier tief bis zur Bildung des sog. Mundtrichters einsenkt, hat ebenso wie die Vorderseite niemals eine Auskleidung von Subcuticulagewebe. Vor dem Nervenring treten, wie schon lange bekannt ist, keine neuen Muskelzellen mehr auf, vielmehr haben die vordersten ihre „Muskelfortsätze" auf der Höhe des Nervenrings, an den sie herantreten. Einem Theil dieser Muskeln kommt nun eine ganz besondere Bedeutung zu. Sie reichen nämlich nach vorn bis zu der Einschnürung, die die Lippen vom Körper absetzt. Hier inseriren sie nur mit einem Theil ihrer Fasern[2]) an der Cuticula, während ein Theil der

1) Es sei mir gestattet, anmerkungsweise meine Auffassung dieser Gewebe zu skizziren; an anderer Stelle gedenke ich darauf ausführlich zurückzukommen. Es ist schon lange bekannt, dass man in den Seitenlinien von *Ascaris* einen besondern Theil unterscheiden kann, der keilförmig von aussen einspringt. In dem schematischen Querschnitt Fig. 37 ist dieser Theil durch einen dunklern Ton ausgezeichnet. Ich kann nun nachweisen, dass dieser keilförmige Theil im feinern histologischen Bau genau mit der Subcuticula übereinstimmt, während die Hauptmasse der Seitenlinie einem ganz andern Gewebe angehört. Dieses aber ist das gleiche wie jenes eben besprochene Gewebe, das den Oesophagus vor dem Nervenring umhüllt, mit dem es ja in continuirlichem Zusammenhang steht. Die Subcuticula, also auch den keilförmigen Theil der Seitenlinien muss man wohl als das Ektoderm der Nematoden ansehen, wie verschiedentlich erwiesen wurde. Die Hauptmasse der Seitenlinien aber, wie das ihr gleichwerthige Gewebe um den Oesophagus muss als mesodermal aufgefasst werden. Es ist dies in so fern auch wichtig, als es ja immer merkwürdig erscheinen musste, dass die Auskleidung der Leibeshöhle durch die einzellige Muskellage vollständig unterbrochen sein sollte, was für deren Auffassung als parietales Mesoderm hinderlich war. Diese Unterbrechung besteht nach der skizzirten Auffassung nicht, vielmehr wird die Leibeshöhle von einer continuirlichen Mesodermschicht an ihrer parietalen Wand ausgekleidet. Für meine Auffassung spricht auch, dass bei manchen frei lebenden Nematoden die Seitenlinie aus einer Reihe grosser, hinter einander liegender Zellen gebildet wird. Ob damit allerdings die Leibeshöhle der Nematoden als ein Cölom erwiesen wird, bleibe dahingestellt.

2) Die interessante Histologie der Muskelinsertion gehört nicht hierher.

Zelle in charakteristischer Weise medialwärts umbiegt und sich am Oesophagus anheftet (Textfig. B). Diese Muskelfasern sind es allein, die das Oeffnen des Mundes und der Lippen bewirken. Etwas weiter nach vorn, genau der Lippeneinschnürung entsprechend, ziehen von der Subcuticula aus starke Faserbündel nach dem vordersten Theil des Oesophagus und bilden so ein frühern Forschern bereits bekanntes Septum. Dass es musculöser Natur ist, möchte ich bezweifeln; in dem schematischen Querschnitt Fig. 35, der durch diese Stelle gelegt ist, ist es mit *S* bezeichnet. Hinter diesem Septum endet auch die Leibeshöhle (*Coel* Fig. 39, 40).



B

Nunmehr können wir daran gehen,

a) das eigentliche Lippengewebe

zu betrachten, welches die Lippen in ihrem grössten Theil aufbaut. Gerade dieses Gewebe ist es, welches von den frühern Untersuchern sehr vernachlässigt (s. u.) und meist mit der Bezeichnung Lippenpulpa erledigt wurde. Und doch hat sich ergeben, dass sein Aufbau ausserordentlich interessant und merkwürdig ist. Die Lippen werden nämlich durch einige wenige regelmässig vorhandene Zellen von typischer Form und Structur und riesiger Grösse gebildet.

Betrachtet man Querschnitte durch den Lippenapparat, die etwa hinter den Papillen geführt seien, wie ein solcher schematisch in Fig. 34 wiedergegeben ist, so fallen sofort in jeder Lippe zwei grosse Querschnitte von runder oder ovaler Form auf, die sich auch durch das charakteristische histologische Bild, das sie bieten, auszeichnen. In der Figur sind sie blau angegeben und mit *kbs* bezeichnet. Sie liegen in jeder Lippe durchaus symmetrisch, dem innern Rande mehr genähert. In Schnitten, die weiter vorn geführt sind, bilden sie fast das ganze Lippengewebe. Sind die Objecte sehr gut conservirt, so ist die Begrenzung dieser Gebilde nicht so scharf, indem ihre äussersten Schichten mit dem umliegenden Gewebe in Verbindung stehen. Ist dagegen nur eine leichte Schrumpfung eingetreten, so sind diese Querschnitte vollständig vom übrigen Gewebe isolirt und treten besonders scharf hervor. Verfolgt man die Schnitte nun weiter nach vorn, so sieht man, dass diese Gebilde schliesslich das ganze Lippengewebe allein vorstellen, wie dies in der Oberlippe in Fig. 33 der Fall ist. Gehen wir nun aber der Serie weiter nach hinten nach, so finden wir

sie immer wieder in der gleichen Lage, aber allmählich an Durchmesser abnehmend. In Fig. 35 ist ein schematisirter Schnitt abgebildet, der direct hinter den Lippen und durch den Anfang des Oesophagus geführt ist. Die Orientirung ist bekanntlich durch das dreischenklige Lumen des Oesophagus derart gegeben, dass der eine Schenkel genau nach der Ventralseite sieht. Die hierdurch abgegrenzten drei Gewebepartien des Schlundes entsprechen in ihrer Lage der Anordnung der Lippen. Von dem den grössten Theil des Schnitts einnehmenden Schlund ziehen die bereits oben besprochenen, ein Septum bildenden Faserzüge *S* nach der Cuticula. Dieses Septum ist nun an ganz bestimmten, symmetrisch vertheilten Stellen unterbrochen. Und in diesen Lücken finden wir stets Gruppen charakteristischer Querschnitte, unter denen wir leicht wieder die mit *kbs* bezeichneten Gebilde wiedererkennen. Ein Blick auf die Abbildung zeigt sofort, dass sie die gleiche symmetrische Anordnung behalten haben, indem sie zu je zweien zwischen den drei Ecken des Oesophaguslumens liegen. In dieser Lage können wir sie nun ein gutes Stück weit nach hinten verfolgen. Von der Region ab, in der die Seiten- und Medianlinien beginnen, liegen die Querschnitte der Gebilde, die in den Unterlippen dorsal lagen, genau in der Seitenlinie, während die andern vier sich interlineal finden. In beträchtlicher Entfernung von den Lippen sehen wir dann die Querschnitte wieder grösser werden, sie nehmen etwa die dreifache Fläche ein, wobei sie eine schmälere, längliche Form annehmen. Auch scheinen sie sich enger dem Oesophagus anzuschmiegen und erscheinen in ihrer feinern Structur ebenfalls verändert. Und nunmehr tritt in ihrem Innern ein grosser, deutlicher Kern auf. Noch einige Schnitte weit lassen sie sich, immer kleiner werdend, verfolgen, um dann zu verschwinden. Fig. 36 zeigt einen solchen Querschnitt, der auf der Höhe geführt ist, in der jene Kerne liegen. In der Abbildung konnte dies nur für eines dieser Gebilde angegeben werden, das in der rechten Seitenlinie liegende, mit *kbs*[1] bezeichnete. Diese Kerne aber beweisen uns, dass wir es in den ganzen Gebilden mit einzelnen Zellen zu thun haben, die eine ebenso eigenartige Ausbildung wie colossale Grösse erreicht haben. Wollen wir uns über ihre Form und Lage zum übrigen Gewebe eine genauere Vorstellung bilden, so müssen wir allerdings Längsschnitte vor allem heranziehen, die die instructivsten Bilder liefern. Fig. 39 stellt einen solchen schematischen Längsschnitt durch das Vorderende dar, schematisch in so fern, als histologische Details nicht eingetragen wurden und die Combination

aus mehreren Schnitten in einem vereinigt ist. Die besten Aufschlüsse geben frontal geführte Schnitte, also solche, die durch die beiden Seitenlinien gelegt sind, in denen dann die beiden Hälften spiegelbildlich gleich sind. Fig. 39 stellt also die Hälfte eines solchen Schnitts dar, der durch die Oberlippe gelegt ist und in den die zwischen den Linien *a b* in dem Querschnitt Fig. 34 gelegenen Theile eingetragen sind. Hier erkennen wir nun sogleich wieder die als *kbs* bezeichnete Zelle und können ihre merkwürdige Form ins Auge fassen.

Die Gestalt dieser Zelle lässt sich am ehesten mit einer Keule oder einem Kolben vergleichen, weshalb wir sie hinfort kurzweg als Kolbenzelle bezeichnen wollen. Der in den Lippen liegende Theil würde dann das angeschwollene Ende der Keule darstellen, während ihr Griff der Höhe des Kerns entspräche und mit ersterm Theil durch einen langen, schlanken Hals in Verbindung stände. Die Kolbenzelle erstreckt sich über mehr als die Hälfte der Länge des Kopfendes (von dem Nervenring aus nach vorn gerechnet) und misst in der Längsausdehnung 800 μ. In den Lippen, deren Gewebe, wie die Querschnitte deutlich zeigen, ja zum grössten Theil von 2 solchen Zellen gebildet wird, reichen sie bis zum vordern Rand, wo sie in enge Verbindung mit der Cuticula treten. Weiter hinten schmiegen sie sich bei annähernd gleichmässigem Durchmesser eng dem Oesophagus an, verbreitern sich auf der Höhe des Kerns wieder, und zwar in einer Richtung, die der Peripherie des Oesophagus parallel ist, wie das Querschnittbild Fig. 36 zeigt, und endigen dann, spitz zulaufend, nicht weit hinter ihrem Kern.

Diese 6 Zellen sind es also, welche in ihrer regelmässigen Vertheilung die Grundlage des ganzen Lippenapparats bilden und durch ihre Anordnung zu je zweien in einer Lippe deren bereits äusserlich sichtbare Zweitheiligkeit bedingen. Ausserdem sind aber noch einige Zellengruppen vorhanden, die, abgesehen von den zu den Sinnesorganen gehörigen Theilen, integrirende Bestandtheile des Lippenapparats darstellen. Zunächst besitzt die Oberlippe ein solches Zellenpaar von besonderer Ausbildung, welches den Unterlippen nicht zukommt. Betrachten wir Querschnitte durch die Lippen, die etwa in der Mitte ihrer Länge geführt sind, so sehen wir den gesammten dorsalen Theil des Oberlippengewebes, soweit es von den Kolbenzellen frei gelassen wird, von einem nicht ganz scharf begrenzten, langen und schmalen Querschnitt eingenommen. In Fig. 34 ist dieser ebenfalls mit blauer Farbe eingetragen und mit *fss* bezeichnet. Gehen wir nun wieder weiter nach hinten, so finden wir bald an Stelle des einen zwei sym-

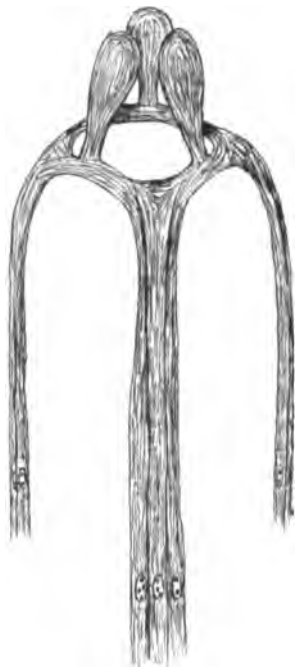
metrisch liegende Querschnitte, die nunmehr jeder eine ovale Form aufweisen (Fig. 35). Und der weitere Verfolg der Schnittserie zeigt uns dann, eben so wie bei den Kolbenzellen, dass das Gebilde schliesslich einen Kern enthält und dann allmählich aufhört. Genauern Aufschluss geben uns auch hier wieder die Längsschnitte, deren Betrachtung wir uns darum zuwenden. Fig. 40 giebt einen in gleicher Weise wie Fig. 39 hergestellten combinirten Längsschnitt wieder, der ebenfalls durch die Oberlippe geführt, die zwischen den Linien *b* und *c* im Querschnitt Fig. 34 liegenden Theile enthält. Hier können wir nun die Zelle *fs* in ihrer Form und Ausdehnung studiren. Es sei vorweg genommen, dass wir sie wegen ihrer später zu besprechenden histologischen Structur als Faserzelle bezeichnen wollen. Wir sehen, wie diese ganz vorn mit der entsprechenden symmetrischen Zelle der andern Seite zusammenhängt, was ja bereits auf den Querschnitten zu erkennen war. Im Bereich der Lippe füllt sie mit ihrem charakteristischen Gewebe alle dorsal von den Kolbenzellen liegenden Theile aus. Man darf dabei nicht glauben, dass sie hier von einer scharfen Contour begrenzt sei; vielmehr dringt ihr eigenartiges Gewebe, ein wahres Füllgewebe, in alle von den übrigen Zellen der Lippe frei gelassenen Zwischenräume ein, soweit sie eben dem dorsalen Theil der Oberlippe angehören. Befähigt wird sie dazu eben durch ihre besondere, fasrig-vacuolisirte Structur, wie wir später sehen werden. Weiter hinten legt sich diese Zelle nun ebenfalls dem Oesophagus an. In der Figur ist aus Zweckmässigkeitsgründen noch eine andere Zelle dazwischen geschoben, die aber in Wirklichkeit in einer andern Ebene liegt. Thatsächlich schmiegt sich also die Faserzelle auch auf die Ausdehnung jener Zelle dem Oesophagus an, und so endigt sie in annähernd der gleichen Querschnittsebene wie die Kolbenzelle, allmählich spitz auslaufend. In ihrem hinter den Lippen gelegenen Theil ist sie von der Umgebung durchaus scharf abgesetzt und als Einheit unverkennbar. Ihr grosser Kern liegt weiter nach vorn, als es bei den Kolbenzellen der Fall ist, und ist sofort durch charakteristische Structuren des ihn umgebenden Plasmas kenntlich. Merkwürdig ist, dass sich in Bezug auf die Lage des Kerns öfters eine sonderbare Asymmetrie zwischen den beiden Faserzellen der Oberlippe findet. Bei nicht wenigen der untersuchten Exemplare liegt nämlich der Kern der einen Zelle, und zwar immer der rechte, in der Lippe und zwar etwa dort, wo in Fig. 40 die Bezeichnung *fs* steht. Niemals ereignete es sich, dass beide Kerne diese Lage hatten, wohl aber konnte man auch

dann, wenn beide Kerne ihre gewohnte Lage hinten hatten, feststellen, dass sie nicht genau in einem Niveau lagen.

Wie bereits erwähnt, fehlen den Unterlippen diese Faserzellen in solcher Ausprägung, wenn ihnen auch je eine Zelle zukommt, die wir als jenen entsprechend ansehen dürfen und deshalb auch als Unterlippenfaserzellen bezeichnen wollen. Im Querschnitt Fig. 34 sehen wir sie, mit *fsu* bezeichnet, im dorsalen Theil der Unterlippe liegen, und zwar immer in bestimmter Beziehung zu der Zellengruppe, die den dorsalen Unterlippenpapillen angehört. Weiter vorn in den Lippen wird ihr Querschnitt länger und schmäler (Fig. 33), und sie fasert sich allmählich auf, indem sie ebenfalls die Lücken zwischen den übrigen Elementen ausfüllt, hier also in den äussersten Spitzen der Lippen, da wo die dorsalen Unterlippenpapillen liegen. Verfolgt man den Querschnitt dieser Zelle weiter nach hinten, so findet man, dass sie sich bald der Aussenseite der dorsalen Kolbenzelle jeder Unterlippe dicht anlegt (Fig. 35). Sie umfasst letztere derart, dass sie selbst im Querschnitt halbmondförmig erscheint (Fig. 36), und endet schliesslich, nachdem sie einen Kern enthalten, eine Strecke weit von der Kolbenzelle. In den Längsschnitten ist sie nicht dargestellt, da man sich ja nach den Querschnittsbildern nach Analogie der andern Zellen leicht ein Bild von ihrer Lage machen kann.

Schliesslich müssen wir noch eine letzte am Aufbau der Lippen betheiligte Gruppe von Zellen betrachten, die eine besonders merkwürdige Anordnung zeigen. Auf Querschnitten, die nicht weit hinter den Lippen geführt sind, fallen drei Gruppen von je drei Gebilden auf, die sich nach dem Vorhergehenden sogleich als die Schnittbilder solcher grossen Zellen deuten lassen. Diese drei Gruppen liegen dicht dem Oesophagus an und sind derart symmetrisch vertheilt, dass je eine vor einem Schenkel des Oesophaguslumens liegt. In Fig. 36 finden wir diese Gebilde in ihrer typischen Lage mit *aks* bezeichnet. In jeder Gruppe ist eine Zelle so dargestellt, dass der Kern getroffen ist, womit, wie auch bei den andern hierher gehörigen Gebilden der Lippen, die wirkliche Zellennatur der fraglichen Dinge erwiesen wird. Wir wollen diese 9 Zellen als Arcadenzellen bezeichnen, wofür sogleich die Begründung gegeben werden wird. Verfolgen wir diese Zellen weiter nach vorn, so sehen wir sie allmählich einen schmalen und lang gestreckten Querschnitt einnehmen, ihr Gewebe lockert sich auf, und sie liegen so dicht an einander, dass der Antheil der einzelnen nur schwer festzustellen ist. An der Basis der Lippen ist dies be-

sonders deutlich, wie Fig. 35 zeigt. Auf einem Schnitt, der durch die Lippen geht, wie z. B. Fig. 34, ist dagegen von diesen Gebilden gar nichts mehr zu sehen. Was ist also aus ihnen geworden? Aufschluss giebt uns auch hier wieder der Vergleich mit den Längsschnitten. Diese beweisen uns nämlich, dass jede dieser Zellen auf der Höhe der Lippenbasis sich in 2 Aeste gabelt, die nach entgegengesetzten Seiten ziehen und mit einem arcadenförmigen Bogen sich mit den sich ebenso verhaltenden Zellen der nächsten Gruppe verbinden. In dem Längsschnitt Fig. 40 ist eine solche Zelle *aks* eingetragen, obwohl — was ich nochmals zu bemerken bitte — sie in eine andere Schnittebene als die dort dargestellte fällt. Man erkennt, wie sie um das Ende des Oesophagus an der Basis der Lippen zieht und sich mit der symmetrisch dazu zu denkenden Zelle arcadenförmig verbindet. Natürlich kann in einer frontal geführten Schnittserie eine solche Arcade nur in der Oberlippe getroffen werden, während es in den andern Lippen nur durch Schnitte gezeigt werden kann, die die Lippe selbst ebenso symmetrisch treffen. Die Verbindung der einzelnen Gruppen mit je den beiden andern aber kann nur aus der Combination der Quer- und Längsschnittbilder erkannt werden. Es verbindet sich dabei in Wirklichkeit nicht Zelle mit Zelle. Gesondert sind die einzelnen Zellen nur im Längsverlauf, während sie in dem Arcadenbogen eng durch einander geflochten sind. Zum bessern Verständniss dieser Anordnung dient die Textfig. C, in der diese drei Zellgruppen in ihrer Anordnung körperlich dargestellt sind. Sie zeigt uns gleichzeitig die Theilnahme der Arcadenzellen an einer andern merkwürdigen Bildung, die uns berechtigt, eben diese Zellen zum Lippengewebe zu rechnen. Bereits SCHNEIDER (13) stellte fest, dass in jeder Lippe von *Ascaris*[1]) von der Cuticula der Innenfläche genau in der Mitte der Lippe und etwa in halber Länge eine Leiste ins Innere vorspringt,



C

1) Nur bei *A. lumbricoides*, nicht bei *A. megalocephala*!

durch die ein besonderer Theil der Lippe abgegrenzt wird, den er als Lobus impar bezeichnet hat. Seine Bildung ist aus der Fig. 11 *Li* zu erkennen, einem Längsschnitt durch die Mitte einer Unterlippe. Es zeigt sich, dass dieser Lobus impar von einem kolbenförmigen Vorsprung des Lippengewebes gebildet wird. Dieses geht aber von den Arcadenzellen aus, und zwar derart, dass von der Mitte eines jeden Arcadenbogens ein solcher kolbiger Fortsatz getrieben wird, an dem jeden Falls sämmtliche die Arcaden bildende Zellen betheiligt sind. Ein Vergleich des Längsschnittbildes Fig. 11 mit der Textfig. C wird diese Verhältnisse besser als eine Beschreibung klar legen.

Fassen wir noch einmal kurz zusammen, aus welchen Elementen die früher sog. Lippenpulpa besteht, so haben wir, abgesehen von den direct zu den Sinnesorganen gehörigen Gewebetheilen: 1) in jeder Lippe 2 Kolbenzellen, die die Hauptmasse des Gewebes ausmachen; 2) in der Oberlippe 2 symmetrische Faserzellen, die das Gewebe dorsal von den Kolbenzellen bilden; in jeder Unterlippe je eine Faserzelle, die dorsal und aussen bis in die äusserste Spitze der Lippe vordringt; 3) drei Gruppen von je 3 Arcadenzellen, die in der Lippenbasis sich in 3 Arcaden mit einander verbinden; von der Höhe jedes Bogens geht ein Fortsatz aus, der die Nebenlippen bildet. In das Lippengewebe gehen also im Ganzen 19 dem Vorderende des Oesophagus entlang ziehende Zellen ein.

b) Die Vertheilung der Nerven im Vorderende.

Seit den Untersuchungen von Bütschli (3) wissen wir, dass vom Nervenring nach vorn sechs Bündel von Nervenfasern ziehen, die vor allem die sensibeln Nerven der Lippenpapillen enthalten. Nicht unterrichtet sind wir dagegen bis jetzt über die Zahl der die einzelnen Bündel zusammensetzenden Fasern, über ihre speciellen Beziehungen zu den Sinnesorganen und ihren Zusammenhang mit Ganglienzellen.

Die Vertheilung der sechs das Vorderende versorgenden Nervenbündel entspricht genau der Lage der Lippenpapillen. Wir haben vier interlineale Bündel (die submedianen Nerven der Autoren), entsprechend den submedianen Lippensinnesorganen, und zwei laterale, entsprechend den lateralen Sinnesorganen der Unterlippen. (Ich spreche absichtlich von Nervenbündeln und nicht von Nerven, weil der Zusammenschluss der einzelnen Nervenfasern besonders in der Nähe des Nervenrings kein sehr inniger ist. Wenn durch das Abschneiden des Vorderendes die natürliche Dehnung aufgehoben ist, sieht man auf Längsschnitten die Nervenfasern immer einen geschlängelten Verlauf nehmen, und

zwar thut dies jede Faser unabhängig von der andern. Dadurch wird die Berechtigung jener Bezeichnungsweise wohl erwiesen.) Die Anordnung dieser Bündel ist aus dem nicht weit vor dem Nervenring geführten Querschnitt Fig. 37 zu ersehen; die Nervenfasern sind hier wie in den übrigen Querschnitten als rothe Punkte angegeben.

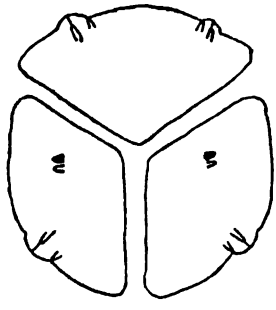
In jedem der submedianen Bündel finden wir 6 Fasern von annähernd gleichem Durchmesser (ca. 3 μ) und eine sehr dicke Nervenfaser (*df*). Verfolgen wir diese letztere weiter nach vorn, so finden wir, dass sie in die submedianen Lippenpapillen eintritt und hier deren laterales Sinnesorgan versorgt. Dieses Verhalten ist auch aus dem Längsschnitt Fig. 39 zu ersehen, der uns gleichzeitig auch zeigt, dass diese Nervenfaser, ohne mit einer Ganglienzelle in Verbindung zu treten, bis zum Nervenring verläuft, in den sie dann eintritt. In jeder Beziehung anders verhalten sich die übrigen 6 Fasern des submedialen Bündels. Von diesen steht nämlich nur eine, von den übrigen nicht weiter verschiedene, zu einem Lippensinnesorgan in Beziehung, und zwar zu dem medialen Submedialorgan. Die andern 5 dienen der Versorgung des Vorderendes; ein Theil von ihnen verästelt sich vorn an der Lippenbasis, wie es in Fig. 40 für eine Faser dargestellt ist. Es sind dies jeden Falls die Fasern, von denen Hesse (6) bereits angiebt, dass sie frei in den Lippen endigen. Ueber die Einzelheiten ihrer Endigung wie über den Verbleib der übrigen vermag ich nichts Näheres anzugeben. Diese 6 Nervenfasern stehen nun mit spindelförmigen bipolaren Ganglienzellen in Verbindung, die in ihren Verlauf nicht weit vor dem Nervenring eingeschaltet sind (Fig. 40 *gs*).

Am reichsten an Nervenfasern sind die lateralen Bündel, wie dies bereits von Bütschli (3) richtig angegeben, von Hesse (6) aber bestritten wurde. Regelmässig finden sich 14 Fasern, die sämmtlich Sinnesnerven vorstellen. Von diesen gehören je 12 den dorsalen lateralen Sinnesorganen der Unterlippe an, dem einzigen Sinnesorgan des Spulwurmkörpers, in das so viele Nervenfasern eingehen. Die beiden andern Fasern gehören zu dem ventralen lateralen Sinnesorgan der Unterlippen. Sie scheinen in ihrem Verlauf zum Nervenring ebenfalls zu bipolaren Ganglienzellen anzuschwellen. Die 12 Fasern der dorsalen Organe dagegen treten gar nicht von vorn in den Nervenring ein, zeigen vor demselben auch keinerlei Ganglienzellen, sondern laufen an dem Nervenring vorbei und stehen erst hinter diesem mit grössern bipolaren Ganglienzellen in Verbindung. Diese liegen in einer Gruppe beisammen und stellen nichts anderes als die sog. Seitenganglien dar.

Die bereits von BÜTSCHLI gemachte Angabe, dass einige Nervenfasern des Vorderendes an dem Nervenring vorüber nach hinten ziehen, erklärt sich also in dieser Weise.

c) Die Stütz- und Geleitzellen der Sinnesnerven.

Die interessantesten Bildungen, die an dem Aufbau der Sinnesorgane von *Ascaris* Theil nehmen, sind zweifellos die Stütz- und Geleitzellen der Nervenfasern, die sämmtliche Sinnesnerven des Spulwurmkörpers geleiten und zu ihnen charakteristische Beziehungen zeigen. Zu einer jeden Art von Sinnesorganen gehören bestimmte solche Zellen, die nach ihren Beziehungen zu den Nerven als Stützzellen und Geleitzellen unterschieden werden sollen. Für die Stützzellen ist charakteristisch, dass sie die Nervenfasern wenigstens in der Nähe der Peripherie in ihr Inneres aufnehmen, so dass letztere dann von erstern umhüllt werden. Die Geleitzellen hingegen zeigen keine solchen directen Beziehungen zu den Nervenfasern, verlaufen vielmehr nur in ihrer Nähe und treten erst ganz in der Peripherie zu den Sinnesorganen in Beziehung. Gemeinsam ist allen diesen Zellen ihre lang gestreckte, schmale Form, die einige von ihnen auf Querschnitten sogar mit Nervenfasern verwechseln lässt.



A

Beginnen wir die Darstellung mit den submedianen Lippensinnesorganen, und zwar den lateralen. Wie beschrieben, wird dieses Organ von nur einer, aber ungewöhnlich starken Nervenfaser versorgt. Gemeinsam mit dieser verläuft nun eine Stützzelle, die dadurch noch besonders interessant wird, dass sie in besondere Beziehungen zu dem Nervenring tritt. Das Verhältniss zwischen Stützzelle und Nervenfaser ist am besten aus dem Längsschnitt Fig. 39 zu ersehen; die Stützzelle ist schwarz angegeben (*sts. l*). Sie erstreckt sich von der Papille aus, an deren Bildung sie betheiligt ist, immer mit der dicken Nervenfaser verlaufend, bis zum Nervenring, in dessen Scheide sie unvermittelt übergeht. An dieser Stelle liegt ihr Kern. Es ist schon lange bekannt, dass der Nervenring von einer fasrigen Hülle oder Scheide umgeben ist, über deren gewebliche Natur jedoch keine Angaben vorliegen. Es hat sich nun also ergeben, dass diese Scheide von den 4 Stützzellen der lateralen, symmetrischen Lippensinnesnerven gebildet wird. Jede dieser lang gestreckten Zellen verbreitert sich am Nervenring und hüllt

diesen als dünne Scheide ein. Die einzelnen Zellen bleiben dabei nicht gesondert, sondern verschmelzen zu der continuirlichen, einheitlichen Hülle. Ihre Zusammensetzung aus diesen 4 Zellen wird durch die 4 Kerne bewiesen, die da liegen, wo der schlanke Theil der Stützzellen in die flache Scheide übergeht, also interlineal. Man kann zum bessern Verständniss das Verhältniss umgekehrt auch so ausdrücken, dass der Nervenring von einer aus 4 Zellen verschmolzenen Scheide umgeben ist, die jedes Mal da, wo ein Kern liegt, einen faserförmigen Fortsatz nach vorn schickt, der mit der dicken Nervenfaser bis in die submediane Lippenpapille zieht. Die Zusammensetzung der Scheide aus diesen 4 Zellen ist am besten aus dem Querschnitt Fig. 38 zu ersehen, der aus einer Reihe von Schnitten combinirt ist. Es ist angenommen, dass man von vorn auf die körperlich sichtbare Scheide des Nervenrings sieht; dorsal, ventral und lateral ist die Hülle geöffnet, um die hier liegenden Ganglienzellen zu demonstriren.

Vor dem Nervenring, bis etwa zur Lippenbasis, hat die Stützzelle annähernd den gleichen Durchmesser, der nicht wesentlich grösser ist als der der zugehörigen Nervenfaser. Ihr Querschnitt ist aber nicht wie dieser kreisrund, sondern unregelmässig länglich oval (Fig. 7). An der Lippenbasis nimmt jedoch der Umfang zu, und der Querschnitt wird ein typisch dreieckiger (Fig. 34). Eine starke Grössenzunahme erfolgt dann erst in der Nähe der Papille, wie es in Fig. 39 angedeutet ist. Die Einzelheiten sollen erst bei Besprechung der nervösen Endapparate gegeben werden. Was das Verhalten der Nervenfaser zur Stützzelle anbetrifft, so verlaufen sie vom Nervenring bis zur Lippenbasis dicht neben einander, ohne in innigere Beziehungen zu treten. In der Lippe jedoch legt sich die Nervenfaser zunächst der Stützzelle eng an, und zwar derart, dass sie die Spitze des Dreiecks (im Querschnitt) einnimmt (Fig. 34). Dann aber tritt sie in das Innere der Stützzelle, so dass sie vollständig von ihr umschlossen ist, und in ihrem Innern zieht sie bis zur Cuticula (Fig. 39). Die Stützzelle vertritt also an der Peripherie die Stelle einer Nervenscheide.

Ausser dieser Stützzelle gehört zu jedem dieser lateralen submedianen Sinnesorgane noch eine Geleitzelle. Von ersterer unterscheidet sie sich durch ihren abweichenden histologischen Bau wie durch ihr Verhältniss zur Nervenfaser. In den schematischen Abbildungen ist sie mit gelbem Ton angegeben und mit *gls.l* bezeichnet. Zum Nervenring hat sie keinerlei Beziehungen, zeigt vielmehr ihr den Kern enthaltendes Ende etwa in der gleichen Höhe wie die grossen

Lippenzellen (Fig. 36). Ihr bis in die Lippen gleich bleibender Querschnitt ist grösser als der der Stützzelle (Fig. 36, 39) und annähernd rund. In der Lippe nimmt sie eine typische Lage zu letzterer ein; sie liegt ihr nämlich immer auf der lateralen Seite dicht an und umfasst sie sogar ein wenig. Der Querschnitt ist hier immer halbmondförmig (Fig. 34). In der Papille endlich umfasst sie die Stützzelle rinnenförmig, so dass hier der Nerv in der Stützzelle und diese in der Geleitzelle liegt. Ihr peripheres Ende an der Cuticula hat die Form des Gelenktheils eines Schenkelknochens, indem der in die Papille eingehende Theil dem Trochanter, ein seitlich abbiegender Theil dem Gelenkkopf entsprechen würde (Fig. 39).

Ebenso wie den lateralen kommt auch den medialen submedianen Lippensinnesorganen eine Stützzelle und eine Geleitzelle zu. Ihre Anordnung ist aus dem Längsschnitt Fig. 40 zu ersehen. Erstere ist wieder schwarz, letztere gelb angegeben. Die Stützzelle gleicht in ihrem Verhalten in vielen Punkten der des lateralen Organs. Wie diese verläuft sie mit annähernd gleichem Querschnitt in Gesellschaft der Nervenfaser nach hinten. Auch sie zeigt in den Lippen einen dreieckigen Querschnitt (Fig. 34 *sts.m*), nur behält er hier die Form auch noch eine Strecke weit nach hinten bei. In der Lippe legt sich hier ebenfalls die Nervenfaser der Spitze des Dreiecks an und wird ebenso, wie oben geschildert, schliesslich in das Innere der Stützzelle aufgenommen, wo sie bis zur Cuticula verläuft. Der Hauptunterschied zwischen dieser Stützzelle und der des lateralen Organs besteht darin, dass diese keine Beziehungen zum Nervenring aufweist, sondern eine Strecke weit vor ihm endigt, etwa auf gleicher Höhe mit den bipolaren Ganglienzellen, deren eine ja zu ihrem Sinnesorgan gehört. Kurz vor ihrem durch eine eigenartige Aufsplitterung charakterisirten Ende enthält die Stützzelle ihren Kern. Typisch für diese Zelle ist auch ihre Lagebeziehung zu den beiden Zellen des lateralen Organs. In Querschnitten, besonders solchen, die durch die Lippen gelegt sind, bilden diese 3 Zellen immer eine geschlossene Gruppe von einheitlicher Anordnung. Der Eindruck ist der, dass die laterale Stützzelle von den beiden andern Zellen, die sich nach aussen ein wenig über sie neigen, eingeschlossen wird.

Als Geleitzelle des medialen Organs soll noch eine Zelle aufgeführt werden, die diese Bezeichnung eigentlich nicht mit Recht führt. Sie tritt nämlich zu dem Nervenendorgan in keinerlei Beziehung, endigt vielmehr nur in dessen Nähe frei an der Cuticula. Sie (Fig. 34 u. 40 *gls.m*) ist von allen den hier beschriebenen Zellen die kleinste,

sowohl nach ihrem Querschnitt als ihrer Länge nach. Sie endet nämlich bereits auf der Höhe des vordern Endes der Leibeshöhle (Fig. 40). Charakteristisch für sie ist, dass sie die Cuticula bereits vor dem vordern Ende der Subcuticula erreicht, durch welche letztere sie daher hindurchtritt.

Schliesslich haben wir noch die zu den lateralen Sinnesorganen der Unterlippe gehörigen Gebilde zu betrachten und beginnen mit dem dorsalen Organ. In dieses Sinnesorgan gehen, wie bereits beschrieben, 12 Nervenfasern ein. Betrachten wir einen weit vorn durch die Lippen gelegten Querschnitt (Fig. 33), so finden wir diese gleichmässig zu einem Bündel angeordneten Nervenfasern von einem scharf begrenzten, ellipsoidischen Gewebetheil umschlossen, den wir auf Grund der bisherigen Erfahrungen ohne weiteres als den Querschnitt einer Stützzelle auffassen dürfen (*sts. do*). Diese durch ihre charakteristische Structur schon bei schwacher Vergrösserung kenntliche Zelle ist unter den Stützzellen die umfangreichste. In der vordersten Spitze der Lippe beginnend, reicht sie nach hinten bis zum Nervenring, ja ein wenig noch hinter diesen. Dabei bleibt ihr Volumen immer annähernd das gleiche. Ihren Kern hat sie kurz vor dem Nervenring (s. Fig. 8). Ihr topographisches Verhalten zu dem übrigen Gewebe ist aus den Querschnitten Fig. 33—37 genügend zu ersehen. Man erkennt, dass sie hinter den Lippen in der Seitenlinie verläuft, der sie dorsal eingelagert ist. Aus Fig. 37, in der sie auf der Höhe des Kerns getroffen ist, sehen wir, dass sie so nahe vor dem Nervenring allein noch vorhanden ist (die eine Sonderstellung einnehmende laterale submediane Stützzelle ausgenommen). Ein besonderes Längsschnittbild ist nicht gegeben, da man es sich leicht auf Grund der für die symmetrischen Sinnesorgane gegebenen eingehenden Beschreibung vorstellen kann. Was das Verhalten zu den Nerven betrifft, so ist wieder zu erkennen, dass diese vorn in den Lippen vollständig in die Stützzelle eintreten, in der sie bis zur Cuticula gelangen. Weiter hinten scheinen dann die Nervenfasern neben der Stützzelle her zu laufen; später werden wir sehen, dass dies etwas complicirter ist. Eine Geleitzelle kommt diesem Sinnesorgan nicht zu.

Dagegen besitzt das ventrale laterale Sinnesorgan der Unterlippe wieder eine Stützzelle und eine Geleitzelle. Die erstere (*sts. ve*) entspricht in ihrer Längsausdehnung etwa der oben besprochenen Unterlippenfaserzelle, mit der ihr auch das Verhalten zur dorsalen Kolbenzelle gemeinsam ist. Wie jene schmiegt sich nämlich diese Stützzelle in dem grössten Theil ihrer Ausdehnung der Kolbenzelle

an ihrer dorsalen Seite an (Fig. 34—36). Daher ist ihr Querschnitt auch meist länglich bandförmig. Erst ganz vorn trennt sie sich von der Kolbenzelle und nimmt nun auch einen polygonalen Querschnitt an. An ihrem kernhaltigen Ende ist sie etwas angeschwollen und zeigt rhomboedrischen Querschnitt (Fig. 36). Die zugehörige Nervenfaser tritt erst ziemlich weit vorn in sie ein. Die Geleitzelle (*gls. ve*) liegt in den Lippen immer lateral von der Grenze der fast an einander stossenden Stützzelle und Unterlippenfaserzelle. Ihr Durchmesser ist ziemlich gering, der Querschnitt immer annähernd kreisförmig. Erst ganz vorn, nahe dem Sinnesorgan nimmt ihr Durchmesser etwas zu. Der Kern liegt wieder kurz vor dem Ende, etwa auf gleicher Höhe wie der der zugehörigen Stützzelle.

Bevor ich zum Schluss noch einmal kurz die Resultate dieses Abschnitts zusammenfasse, seien noch einige Bemerkungen über *Ascaris megalocephala* zugefügt. Bei dieser Form liegen die Verhältnisse im Princip zwar ähnlich, sind aber trotz der bedeutenden Grösse des Thieres viel schwerer zu erkennen. Es liegt dies daran, dass das Lippengewebe nur zum kleinern Theil von diesen grossen Zellen gebildet wird, dass vielmehr die Hauptmasse von subcuticularem Gewebe dargestellt wird. Letzteres gewinnt in den Lippen eine bedeutende Mächtigkeit und ist durch zahlreiche Kerne wie durch besonders kräftige Faserbildungen ausgezeichnet. Nur der centrale Theil der Lippe bleibt hiervon frei und wird von unsern Zellen eingenommen. Auf Querschnitten durch die Lippen sind diese aber nur sehr schlecht von dem übrigen Gewebe und einander zu unterscheiden. Dass sie thatsächlich aber in gleicher Weise vorkommen, wird durch weiter hinten geführte Schnitte sicher bewiesen.

Fassen wir also zum Schluss noch einmal die Ergebnisse dieses Abschnitts zusammen, so hat sich ergeben: 1) Mit jedem Sinnesnerven verlaufen weit nach hinten besondere, lang gestreckte Zellen, die sich an der Bildung des nervösen Endorgans betheiligen. 2) Diese Zellen werden nach Structur und Verhalten zur Nervenfaser unterschieden als Stützzellen und Geleitzellen. 3) Je eine Stütz- und eine Geleitzelle kommen allen Sinnesorganen zu ausser dem dorsalen Organ der Unterlippe, welches nur eine Stützzelle besitzt. Alle diese Zellen haben eine von einander verschiedene, typische Lage und Structur. 4) Die Stützzellen der lateralen symmetrischen Lippensinnesorgane bilden gemeinsam die Scheide des Nervenrings. 5) Es betheiligen sich also ausser den 19 Zellen des Lippengewebes an dem Aufbau der Lippen noch 22 zu den Sinnesorganen gehörige Zellen.

Literatur. So merkwürdig es erscheinen mag, ist von diesen interessanten Verhältnissen bei einem so oft untersuchten Thier wie *Ascaris* nichts bekannt. Allerdings finden sich in der Literatur manche Angaben, die beweisen, dass manche Autoren von diesem oder jenem der beschriebenen Theile etwas gesehen haben, ohne aber den Zusammenhang zu verstehen.

Was zunächst den Aufbau der Lippen anbetrifft, so umschliesst nach SCHNEIDER (13) „jede Lippe einen Zapfen subcutanen Gewebes — Pulpa — darin auch die Nerven verlaufen". Musculatur kommt ihnen nicht zu. Die Zweilappigkeit der Lippen, die, wie wir gesehen haben, durch die beiden Kolbenzellen bedingt ist, war SCHNEIDER bekannt, der 2 Lobi unterschied. Eine eingehende Beschreibung des Lippenbaues giebt dann erst LEUCKART (10). Nach ihm setzen sich die Längsfasern des Hautmuskelschlauchs continuirlich in die Lippen hinein fort. Diese Muskeln sammeln sich in 2 seitliche Bündel, die durch einen ansehnlichen Zwischenraum von einander getrennt werden. „Hart an der Basis der Lippen zerfallen die Bündel zunächst in 2 Lagen, eine schwächere, die in membranöser Ausbreitung dicht unter der Aussenwand emporsteigt, und eine dickere, die eine mehr cylindrische Gestalt hat und, nach innen ablenkend, die Richtung nach dem gezähnelten Rande einschlägt. Die letztere Schicht repräsentirt offenbar die Retractoren der Lippen. Es sind dieselben Gebilde, die in der Flächenansicht unter der Form zweier Zapfen (als KÜCHENMEISTER's ‚hahnenkammartige Gebilde' . . . .) dem Beobachter in die Augen fallen. Die wellige Bildung, die wir an dem Rande dieser Zapfen früher hervorgehoben, rührt von den Ansatzpunkten der einzelnen Fasern her, die hier eine ziemlich ansehnliche Dicke haben . . ." Den Lobus impar SCHNEIDER's beschreibt er als Lingula und betrachtet sie als eine Fortsetzung der Subcuticula, die sonst in den Lippen schwach vertreten sei. Aus LEUCKART's Abbildung erhellt sofort, dass das dickere, cylindrische Muskelbündel, der Lippenretractor, nichts anderes ist als unsere Kolbenzelle, während das seitliche, membranöse Bündel die Gesammtheit der zu den symmetrischen Papillen gehörigen Zellen darstellt. Ferner giebt LEUCKART an anderer Stelle noch an, dass auf der Aussenfläche des Oesophagus Längsmuskelfasern von der Lippenbasis bis zum Schlundring ziehen. Jeden Falls hat er einige der Stützzellen gesehen, die ihn zu dieser Deutung führten.

Auch BÜTSCHLI (3) scheint einiges von unsern Zellen gesehen zu haben. Er beschreibt nämlich eine bedeutende Zahl von Ganglienzellen, die sich dicht hinter den Lippen um den Oesophagus finden. Sie

stehen „nach hinten mit dem Submediannerven in Verbindung, jedoch dürfte wohl auch ein Theil mit den Seitennerven in Zusammenhang stehen. . . . Die von den erwähnten Zellen nach vorn laufenden Fasern werden sich wohl ohne Zweifel zu den Papillen begeben". Ein grosser Theil der Nervenfasern des Vorderendes soll nur den Zweck haben, diese Ganglienzellen mit dem Nervenring zu verbinden, da Bütschli die Versorgung jeder Papille durch je eine Nervenfaser annehmen zu müssen glaubt. Auch diese Ganglienzellen sind jeden Falls nichts anderes als die an dem Aufbau der Lippen betheiligten Zellen.

Von mehr vereinzelten Beobachtungen sei noch erwähnt, dass Bastian (2) bereits 1865 die hinter den Lippen liegenden, den Kern enthaltenden Theile der beiden Kolbenzellen der Oberlippe abbildet. Er fand sie nur in letzterer und hält sie trotz ihrer Grösse und isolirten Lage für Ganglienzellen. Hierher gehört auch die Angabe von Hesse (6), dass die Nervenfaser des lateralen symmetrischen Lippensinnesorgans von einer bindegewebigen Scheide umgeben ist Ferner giebt Rohde (12) an, dass er am Aussen- und Vorderrand des Schlundrings ein dunkles, granulirtes Band sah, welches mehrere grosse Kerne enthält und nach vorn in die Submediannerven je einen dunklen, den Nervenfasern ähnlichen Fortsatz entsendet. „Dasselbe ist mir in seiner Bedeutung vollständig unklar geblieben." Es ist klar, das R. hier die Scheide des Nervenrings mit den Stützzellen des lateralen Submedianorgans sah. Schliesslich möchte ich noch der mir sehr wahrscheinlichen Vermuthung Ausdruck geben, dass die beschriebenen Kopfdrüsen vieler Nematoden (Literatur s. bei Jägerskiöld, 7) sich zum Theil als den hier beschriebenen Zellen verwandte Bildungen erweisen lassen werden.

B. Histologie.

a) Das Lippengewebe.

Wir wollen die Darstellung des mikroskopischen Baues des Lippengewebes mit der Schilderung der Kolbenzellen beginnen, weil diese jeden Falls die wichtigsten Theile der Lippen sind. Bei Betrachtung dieser Zellen fällt nun zunächst auf, dass sie nicht compact sind, sondern der Länge nach von einem Hohlraum durchzogen werden. Dieser hat im grossen Ganzen die gleiche Form wie die Zelle selbst, deren Contouren somit denen des Hohlraums annähernd parallel verlaufen. Die Höhlung beginnt hinten etwa in der Mitte zwischen dem Kern und dem zugespitzten Ende der Zelle (Fig. 1 *hlr*). Sein Quer-

schnitt ist annähernd rund und misst 18 μ im Durchmesser. Da, wo der Kern der Zelle liegt, ist das Lumen etwas eingeengt, indem jener in dieses hinein vorspringt. Der Durchmesser des Canals bleibt nach vorn hin annähernd der gleiche bis zu der Stelle, wo die Zelle sich kolbig zu verbreitern beginnt. Von hier ab verbreitert sich der Hohlraum ebenfalls und endigt mit kolbiger Erweiterung vor der Mitte des Kolbentheils der Zelle. Im grössten Theil seiner Ausdehnung nimmt der Canal das Centrum der Zelle ein und verläuft nur hinten excentrisch, besonders stark in der Nähe des Kerns. Im Leben muss der Hohlraum von einer dünnen Eiweisslösung erfüllt sein, denn man findet in ihm immer auf den Präparaten spärliches gefärbtes Gerinnsel.

In der Zelle selbst erscheint durch die Structur der vordere kolbige Theil, der innerhalb der Lippe liegt, von dem hintern, dem Griff der Keule, scharf geschieden. Schon bei schwacher Vergrösserung erscheint der hintere Theil dunkler gefärbt, dichter und fasrig, während der Kolbentheil hell aussieht, mit unregelmässig eingestreuten dunklern Flecken. Untersuchen wir zunächst letztern Theil mit starken Systemen, so erkennen wir, dass die Zelle nach aussen von einer dunkler gefärbten Rindenschicht abgegrenzt ist; sie ist ziemlich schmal und erscheint fasrig. Bei Anwendung der stärksten Vergrösserungen ist jedoch deutlich zu erkennen, dass das fasrige Aussehen durch ein längs gestrecktes Maschenwerk hervorgerufen wird, dessen einzelne Maschen (Alveolen) von verschiedner Grösse sind. Während die Grenze gegen den Hohlraum von einem eben solchen Gewebe gebildet wird stellt der Haupttheil dieses Abschnitts der Zelle sich als jenes schon bei schwacher Vergrösserung hervortretende helle, von dunklern Inseln durchsetzte Gewebe dar. Diese hell erscheinenden Theile erweisen sich nun von einem prachtvollen, grossblasigen Schaumwerk von ungemein regelmässiger Anordnung gebildet. Die einzelnen Blasen sind von sehr zarten, blass gefärbten Wänden begrenzt und von verschiedner Grösse. Die grössten messen 4,5 μ im Durchmesser. Die Wände sind an einander abgeplattet, so dass die Begrenzung eine polygonale ist; die Knotenpunkte erscheinen verdickt. Das Ganze erinnert in seiner zierlichen Regelmässigkeit an ein pflanzliches Gewebe. In Fig. 1a ist diese Structur noch einmal bei stärkerer Vergrösserung und sorgfältiger als in Fig. 1 wiedergegeben.

Zwischen diesem Schaumwerk liegen also die schon bei schwacher Vergrösserung erkennbaren Inseln eingestreut (J). Sie springen sowohl von der äussern wie der innern Rindenschicht aus als unregel-

mässig verzweigte Stränge ins Innere vor. Unter der äussern Oberfläche wie an der Begrenzung des Hohlraums fliessen sie zu einer continuirlichen Schicht zusammen, bilden ferner auch vielfach im Innern Anastomosen und flächenhafte Ausbreitungen. Die gleichmässig gekörnt erscheinende Structur löst sich bei Anwendung der stärksten Systeme in ein gleichmässiges Wabenwerk auf, wie Fig. 1a deutlich zeigt. Aus dieser Figur ist ferner auch das Verhalten der grob- und feinschaumigen Schicht zu einander zu entnehmen.

Vom Beginn der Keulenanschwellung aus nach hinten beginnt die Zelle eine ziemlich gleichmässige, fasrige Structur anzunehmen. Aber auch diese Längsfaserung erweist sich bei genauer Untersuchung als Maschenwerk, indem sich überall Querwände zwischen den Längsfasern darbieten. In der Nähe des Kerns und am Ende der Zelle finden sich zahlreiche, grosse Vacuolen eingelagert (Fig. 1 *v*), die oft in Reihen hinter einander liegen und besonders auf Querschnitten bisweilen die ganze Zelle vacuolisirt erscheinen lassen. Der Kern der Zelle misst 17 μ im Durchmesser. Er ist von einer stark färbbaren Kernmembran umgeben, enthält im Innern zwei oder drei grössere und zahlreiche kleinere Nucleoli sowie ein zartes Kerngerüst, dem gefärbte Gerinnsel anhängen.

Am Vorderrande der Lippen reichen die Kolbenzellen also bis zur Cuticula heran und zwar sind sie mit dieser fest verbunden. Dies kommt dadurch zu Stande, dass die äusserste, gestreckt maschige Schicht der Zelle papillenartige Erhebungen bildet, die in die Cuticula vorspringen und dadurch eine feste Verbindung, eine Art Verzahnung, bewirken. Es ist dies der Grund für das „hahnenkammartige" Aussehen der Lippenpulpa, das bereits KÜCHENMEISTER (9) beschrieb.

Noch ein Wort über die Beziehungen der Structur der Kolbenzellen zu deren muthmaasslicher Function. Ich halte es nämlich für wahrscheinlich, dass diese Zellen vor allem der Festigung der Lippen dienen. Dass letztere als kräftiger Bohrapparat fungiren können, ist ja bekannt. Die dazu nöthige Festigkeit wird einerseits durch die Dicke der Cuticula erreicht, andrerseits, wie ich glaube, durch das Lippengewebe, und zwar speciell die Kolbenzellen. In diesen bewirkt nämlich der centrale, mit Flüssigkeit erfüllte Hohlraum ebenso wie die jeden Falls auch von Flüssigkeit erfüllten grossen Alveolen eine beträchtliche Turgescenz, die den ganzen Gebilden eine bedeutende Festigkeit giebt. Somit erlaubt die Structur vielleicht einen Schluss auf die Function.

Der zweite charakteristische Bestandtheil des Lippengewebes sind die grossen Faserzellen der Oberlippen. Wie aus Fig. 40 zu ersehen, können wir an diesen den innerhalb der Lippen liegenden Theil von dem dem Oesophagus anliegenden unterscheiden. Ersterer ist dadurch ausgezeichnet, dass er mit dem symmetrischen Theil der andern Zelle anastomosirt. Dicht dem Oesophagus angeschmiegt ist nur der hinterste Theil der Zelle bis zur Höhe des Kerns. Hier scheint sie allerdings mit der dicken äussern Grenzmembran des Oesophagus verwachsen zu sein. Bei schwacher Vergrösserung ist die Zelle in ihrem hintern Abschnitt leicht an dem locker fasrigen Aussehen kenntlich. Die Untersuchung mit starken Systemen löst aber auch dieses Faserwerk in ein gestrecktes Maschenwerk auf, in dem hie und da eingestreute grössere Maschen das lockere Aussehen bedingen. Dem Maschenwerk sind unregelmässig vertheilte, kleine, gefärbte Granulationen eingelagert. In dem vordern Abschnitt der Zelle, der mit dem der andern Seite anastomosirt, werden die einzelnen Maschenräume beträchtlich gross, so dass das ganze Gewebe ein spongiöses Aussehen erhält. So füllt es den ganzen dorsalen Theil der Oberlippe aus, indem es sich in die Lückenräume zwischen den übrigen Zellen eindrängt. Das mikroskopische Bild entspricht etwa dem in Fig. 25 von der Ausbreitung der Unterlippenfaserzelle dargestellten.

Der Kern der Zelle, der etwa die gleiche Grösse und Structur wie der der Kolbenzelle zeigt, ist von einer besondern Differenzirung des Zellplasmas umschlossen. Es umgiebt ihn nämlich eine schmale Zone von homogenem Aussehen und im Präparat auch dunklerer Färbung als der übrige Zelleib; ferner kommt dieser Zone eine sehr zarte, concentrische Streifung zu[1]). Das Ganze, Kern und Zone, liegt innerhalb einer spindelförmigen Partie des Zelleibes, die ebenfalls dunkler gefärbt erscheint und von einer Anzahl grosser Vacuolen durchsetzt wird. Dass bisweilen der Kern der einen Zelle innerhalb der Lippen liegt, wurde bereits oben erwähnt.

In der Unterlippe ist diese letztere Zelle nur durch die kleinere Unterlippenfaserzelle vertreten. Ihr Bau ist nicht wesentlich verschieden von dem der letzt besprochenen Zelle.

In der Lippe erscheint sie bis ganz vorn ziemlich compact und weicht erst nahe unter der Cuticula zu einem lockern Maschenwerk

1) Es sei nebenbei bemerkt, dass eine solche Zone sich auch um die Kerne der Muskelzellen findet sowie um die der grossen Enddarmzellen.

aus einander, das auch hier alle Lückenräume ausfüllt. Im Querschnitt erscheint sie innerhalb der Lippen unregelmässig gefasert (Fig. 9). Man unterscheidet einzelne Faserbündel, die sich überkreuzend nach allen Seiten aus einander streben. In der Nähe ihres Kerns zeigt dagegen die Zelle einen ziemlich regelmässigen oder wenigstens scharf begrenzten Querschnitt. Man kann jetzt eine äussere, dunklere Schicht von körniger Structur unterscheiden, die von zahlreichen, grossen Vacuolen durchsetzt ist, und eine innere hellere und fasrige.

Von den Zellen des Lippengewebes sind schliesslich noch die Arcadenzellen zu besprechen. Auch diese zeigen einen fasrig-maschigen Bau, der an den Arcadenbogen am lockersten ist. Der den Lobus impar bildende kolbenartige Auswuchs weist dagegen die gleiche grobblasige Structur wie die Kolbenzellen auf. Auf der Höhe des Kerns zeigen die Zellen stets ein grobschaumiges Gefüge, wie der Querschnitt Fig. 10 zeigt. Um den Kern findet sich eine dichtere, concentrisch geschichtete Lage, während die Wände zwischen den einzelnen Blasen ebenso wie die Peripherie der Zellen fein körnig aussehen. Bei stärksten Vergrösserungen löst sich dies wieder in ein feines Maschenwerk auf.

b) Die Stütz- und Geleitzellen.

Die Stützzelle des lateralen Sinnesorgans der submedianen Papille, mit der wir wieder beginnen wollen, lässt in ihrem feinern Bau besonders deutlich die Function als Stützzelle erkennen. Betrachten wir einen Querschnitt, der etwa in der Hälfte ihrer Länge geführt ist (Fig. 6 *sts. l*), so können wir ein dunkler gefärbtes Centrum von einer hellern Aussenschicht unterscheiden. Diese dunklere centrale Zone ist nicht ganz scharf begrenzt, sondern sendet peripher feine, strahlige Ausläufer in die hellere Rindenschicht. Letztere erscheint feinkörnig. Untersuchen wir die gleiche Zelle auf Längsschnitten, so offenbart sich die dunkel gefärbte centrale Zone als ein continuirlicher Strang, der die ganze Zelle vom Nervenring nach vorn durchzieht, bis die Verbreiterung in der Lippe beginnt (s. das Längsschnitt-Schema). In Fig. 17 ist ein solcher Längsschnitt abgebildet, der gleichzeitig die oben beschriebene Bildung der Scheide des Nervenrings durch diese Zelle illustrirt. Wir erkennen den fasrigen centralen Strang, der aus einzelnen Fibrillen zusammengesetzt erscheint und den äussern zart fasrig-maschigen Mantel. Dieser Anordnung entsprechend wird auch die Nervenringscheide von einer innern dunklern und einer

äussern hellern Zone gebildet. Die Lage des Kerns innerhalb der Scheide ist am besten aus der Figur zu entnehmen. Es wurde bereits angegeben, dass sich die Structur der Zelle in den Lippen etwas anders zeigt. In Fig. 16 (*sts. l*) sehen wir ihren Querschnitt innerhalb der Lippe und erkennen, dass sie hier ihre Nervenfaser bereits vollständig umhüllt. Der centrale, dunkle Strang ist nicht mehr vorhanden, sondern hat sich in seine einzelnen Fibrillen aufgelöst. Wir finden in der feinkörnigen Grundsubstanz überall feine, dunkler gefärbte Fibrillen verlaufen, die jeden Falls die Fortsetzung der Fibrillen des centralen Strangs vorstellen. Ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich diesen centralen Strang als eine Festigungseinrichtung auffasse, durch die die Leistung als Stützzelle bedingt wird.

Die zu dieser Stützzelle gehörige Geleitzelle ist auf Längsschnitten leicht an ihrem muskelähnlichen Aussehen zu erkennen (s. Fig. 29 *gls. l*). Sie zeigt nämlich eine hellere, körnig-maschige Markschicht, die von einer längsfasrigen, dunklen Rindenschicht umgeben ist, so dass das ganze Bild sehr dem der dorsoventralen Muskeln des Hinterrandes ähnelt. Dass aber keine Muskelzelle vorliegt, beweist das Querschnittsbild wie auch das Verhalten in der Papille, wo keinerlei Insertion stattfindet. Auf dem Querschnitt (Fig. 16 *gls. l*) sehen wir die dunklere Aussenschicht in verschiedener Breite die helle Markschicht umgeben. Die Rindenschicht erscheint grosskörnig und ist von zahlreichen, grossen Vacuolen durchsetzt. Aussen ist die Zelle von einer feinfasrigen Schicht begrenzt, wie wir sie ähnlich bei den Kolbenzellen kennen lernten.

Die Stützzellen der medialen Organe der submedianen Papillen ist nach demselben Festigungsprincip gebaut wie die des lateralen Organs, wie wir an dem Querschnitt Fig. 7 (*sts. m*) erkennen. Der centrale Faserstrang ist hier aber weniger compact. In dem verbreiterten Theil der Zelle innerhalb der Lippe löst er sich jedoch nicht vollständig auf, sondern erscheint hier als ein um einen dunklern Kern gruppirtes System dunklerer Strahlen, wie es besser als eine Beschreibung Fig. 16 *sts. m* zeigt. Charakteristisch für diese Zelle ist ihr den Kern enthaltendes Ende vor dem Nervenring, das in Fig. 19 im Längsschnitt dargestellt ist. Bei *g* geht die Zelle aus der Ebene des Schnitts heraus, so dass hier ein Schrägschnitt vorliegt. Wir sehen nun, dass der centrale, dunkel gefärbte Strang in der Nähe des Kerns sich in zwei Aeste gabelt, die diesen umgreifen und dann divergirend weiter ziehen. Die äussere helle Rindenschicht der Zelle verstreicht allmählich, ebenfalls nach zwei Seiten divergirend, in dem um-

liegenden Gewebe. Der centrale Faserstrang dagegen splittert in seine einzelnen Fibrillen auf, die pinselartig aus einander weichen und in das umgebende Gewebe treten, wo sie noch eine Strecke weit zu verfolgen sind.

Zu diesem medialen Sinnesorgan gehört auch eine kleine Geleitzelle (*gls.m*). Ueber ihre Structur ist nicht viel zu sagen. Ihr Plasma ist stark färbbar und zeigt eine regelmässige, gestrecktmaschige (alveoläre) Structur mit zahlreich eingelagerten Granulationen. Hinter dem Kern endet die Zelle einfach abgestumpft. Interessant wird diese Zelle erst dadurch, dass sie noch keine nahen Beziehungen zu dem Sinnesorgan aufweist, als dessen Geleitzelle ich sie aufführe, dass sie vielmehr, wie ich glaube, als ein noch in Entwicklung begriffenes Organ aufzufassen ist. Sie stellt noch eine einzelne Epidermiszelle dar, die lang nach hinten ausgewachsen ist und sich aus dem Syncytium der Subcuticula isolirt hat. Sie scheint daher letztere zu durchbohren. Eine Bedeutung kann ihr erst zukommen, wenn sie aus dem Verband der Subcuticula herausgetreten sein wird und zu dem Sinnesorgan Beziehung gewinnt. Am Schlusse dieses Abschnitts sollen darüber noch einige Worte gesagt werden.

Die Stützzelle des dorsalen Organs der Lateralpapille, deren Besprechung wir uns jetzt zuwenden, unterscheidet sich durch ihren Bau wesentlich von den andern entsprechenden Gebilden. Betrachten wir einen Querschnitt durch sie, der nicht weit hinter dem Sinnesorgan geführt ist (Fig. 18d), so erkennen wir eine dunkel gefärbte, körnige Grundsubstanz, die 12 Lückenräume umschliesst, in denen die Nervenfasern verlaufen, die also hier vollständig von ihrer Stützzelle umschlossen sind. Gehen wir nun weiter nach hinten, so ändert sich das Querschnittsbild vor allem dadurch, dass sich in der Zelle eine Markschicht und eine Rindenschicht sondern (Fig. 4 *ma* und *ri*). Die Markschicht zeigt das gleiche, dunkel gefärbte, granulirte Aussehen wie die ganze Zelle vorn. Ihre Form wird durch das Verhältniss zu den Nervenfasern bedingt. In dem abgebildeten Schnitt umschliesst sie 8 Fasern noch in einem gemeinsamen innern Raum; die einzelnen Fasern sind durch zarte Septen von einander getrennt. Die andern Nervenfasern bieten sich uns in verschiedenen Stadien des Uebertritts aus der Mark- in die Rindensubstanz dar; die mit *1* bezeichnete ist noch von einer dünnen Schicht der Marksubstanz umschlossen, die mit *2* bezeichnete soeben in die Rindenschicht übergegangen, während die beiden andern bereits gänzlich innerhalb dieser liegen. Diese Rindenzone wird aus sehr zarten, concentrisch ge-

schichteten Lamellen gebildet, die durch Querwände mit einander verbunden sind und in die sehr feine Granulationen eingelagert sind. Man kann sich die Bildung so vorstellen, dass sich von der Oberfläche der Zelle zahlreiche feine Lamellen abgehoben haben. Dass es sich wirklich um Lamellen handelt und nicht um Fasern, wird durch den Vergleich mit Längsschnitten sicher bewiesen. Je weiter hinten nun die Schnitte durch die Zelle gelegt werden, um so mehr nimmt die Rindenschicht auf Kosten der Markschicht zu (Fig. 5). Die Nervenfasern treten allmählich ganz in erstere über, wie Fig. 5 erkennen lässt. Schliesslich verlassen sie aber auch diese und verlaufen in der Nähe des Nervenrings frei in der Seitenlinie (Fig. 6). Die Marksubstanz bietet dann einen regelmässigen, ovalen Querschnitt dar. Die Endigung dieser Zelle seitwärts vom Nervenring und ihren den Kern enthaltenden Theil zeigt Fig. 8 im Längsschnitt. Wir sehen, dass der Kern innerhalb der Marksubstanz liegt, die eine Strecke weit im Schnitt getroffen ist, erkennen deren fein schaumige Structur sowie einige grössere Vacuolen in der Nähe des Kerns. Die Rindensubstanz zeigt uns die Lamellen im Längsschnitt. Es sind ihr zahlreiche, feinere Granulationen und grössere, blass gefärbte Kugeln eingelagert, die man auch sonst vielfach in den Geweben vorfindet. Das allmähliche Verlaufen der Rindenschicht in das Gewebe der Seitenlinie ist aus dem Schnittbild zu entnehmen.

Die Stützzelle des ventralen Sinnesorgans der Lateralpapille (Fig. 9 *sts.ve*) zeigt ein ähnliches Querschnittsbild wie die des medialen Submedianorgans, eine feinkörnige Grundsubstanz von unregelmässig gezackter Begrenzung, in die von einem Centrum aus dunkler gefärbte Fasern strahlen. Weiter hinten, in der Nähe des Kerns, ist an der Zelle eine äussere, stark von Vacuolen durchsetzte und dunkel körnig erscheinende Schicht von einer innern, hellern und feinkörnigen geschieden (Fig. 15 *sts.ve*). Da, wo der Kern der Zelle liegt, erscheint sie gleichmässig von grossen Vacuolen durchsetzt (Fig. 7 *sts.ve*). Die zu dem gleichen Sinnesorgan gehörige Geleitzelle zeigt dagegen wieder einen merkwürdigen Bau. Auf Querschnitten (Fig. 9 *gls.ve*) unterscheidet man eine äussere dunkle von einer innern hellen Zone, in welch letztere einige dunklere Inseln vom Bau der äussern Schicht eingestreut sind. Die Aufklärung darüber giebt uns ein Längsschnitt, wie ihn Fig. 2 zeigt. Wir sehen von einer die Zelle aussen begrenzenden dunklern Schicht in annähernd regelmässigen Abständen dunklere Züge die helle, körnige Hauptmasse

der Zelle durchsetzen. An der Wand der Zelle, wie auch hier und da in ihrem Verlauf, sind die Züge etwas angeschwollen. Ich glaube, annehmen zu müssen, dass diese letztern Durchschnitte von Septen darstellen, die theils vollständig durch die Zelle gespannt sind, theils auch vielleicht nur von der Wand aus einspringen. An der Stelle, wo die Zelle sich zu verbreitern beginnt — kurz vor der Papille — wird dies dadurch bewirkt, dass sich einseitig die Zelle verdickt, wobei die dunkle Oberflächenschicht der betreffenden Seite in ihrer alten Lage weiter zieht und so im Innern der Zelle einen Strang bildet, von dem nach beiden Seiten hin die Septen entspringen. Am klarsten wird dies durch einen Vergleich des Querschnitts Fig. 9 (*gls. ve*), der durch den verdickten Theil geht, mit dem Längsschnitt Fig. 2, in dem die Verdickung bei *x* beginnt.

Zum Schlusse dieses Abschnitts noch ein paar allgemeinere Bemerkungen über die beschriebenen Zellen. Wenn wir nach der geweblichen Zugehörigkeit dieser Zellen fragen, so unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass wir es mit Epidermiszellen zu thun haben. Dass die Subcuticula der Nematoden deren Epidermis darstellt, ist ja als sicher anzunehmen, und dass unsere grossen Zellen wiederum aus Subcuticulazellen ausgewachsen sind, scheint mir aus mehreren Gründen wahrscheinlich. In den Lippen findet sich, wie bereits oben beschrieben wurde, im Bereich der Sinnesorgane und vor diesen keine Subcuticula mehr, dagegen liegen hier direct unter der Cuticula jene grossen Zellen, also in der Fortsetzung der Subcuticula. Sodann zeigen diese Zellen vielfach die gleiche, stark vacuolisirte Structur, die dem subcuticularen Gewebe eigen ist. Und schliesslich haben wir ja in der Geleitzelle des medialen Organs der Submedianpapille ein Gebilde, das ungezwungen den Uebergang zur Subcuticula vermittelt. Die Loslösung aus dem Verbande der Epidermis und das Auswachsen dieser Zellen muss natürlich zu einer Zeit geschehen sein, da diese noch kein Syncytium darstellte.

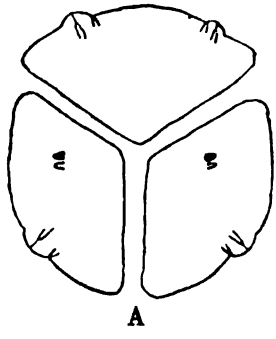
Interessant ist die auffallende Grösse dieser Zellen. Es ist dies ein merkwürdiges Characteristicum des *Ascaris*-Körpers, dass die Zellen einzelner Organsysteme einen ungewöhnlichen Umfang annehmen. Es ist dies so aufzufassen, dass beim Wachsthum des Thieres die Zellen sich nicht entsprechend vermehren, sondern einfach mitwachsen. Dies ist der Fall im Oesophagus, der nur aus einer geringen Zahl riesiger Zellen besteht, es ist der Fall beim Enddarm und dem männlichen Begattungsapparat, es ist der Fall bei der Musculatur und bei

dem Excretionsorgan, das sogar nur aus drei Zellen besteht[1]). In der Epidermis allerdings bilden unsere Zellen eine Ausnahme, da diese sonst — wenn man nach der Zahl der Kerne schliessen darf — aus sehr vielen kleinen Zellen besteht.

Wie die Zellen vieler Gewebe des Nematodenkörpers, so sind auch die vorliegenden von ihrer Umgebung niemals scharf abgegrenzt. Zwar lässt sich die Grenze der einzelnen Zelle meist gut angeben, und besonders wenn bei der Conservirung eine leichte Schrumpfung eingetreten ist, sind sie von ihrer Umgebung scharf getrennt. Aber besonders an ihrem hintern Ende zeigen sie niemals ein schroffes Aufhören, sondern verstreichen allmählich in dem umgebenden Gewebe. Man denke z. B. an die oben beschriebene Stützzelle des medialen Organs der Submedialpapille (Fig. 19), die eine solche Auffaserung deutlich zeigt. Auch für die in den Lippen liegenden Theile der Zellen gilt diese Regel. Zwischen den einzelnen Zellen findet man immer ein lockeres Füllgewebe, welches zwar zum grossen Theil den Faserzellen seine Entstehung verdankt, theilweise aber auch durch periphere Verbindungen zwischen den einzelnen Zellen zu Stande kommt.

c) Die Lippensinnesorgane.

Die Sinnesorgane der Nematoden werden von Alters her als Papillen bezeichnet, weil sie von warzenförmigen Erhebungen der Cuticula begleitet sind, in die zapfenförmige Vorsprünge des darunter liegenden Gewebes ragen. Aber nicht alle Papillen enthalten nur einen nervösen Endapparat, vielmehr sind es gerade die wichtigsten Papillen der Lippen, die 4 submedianen, die die Endapparate zweier Sinnesorgane enthalten. Ihrer Betrachtung wollen wir uns nunmehr zuwenden.



A

Die lateralen Sinnesorgane der Submedianpapillen. Diese Organe sind dadurch ausgezeichnet, dass der reizaufnehmende Apparat von einer einzigen, sehr dicken Nervenfaserschicht gebildet wird. Die zugehörige Ganglienzelle kann nicht festge-

1) Dieses Organ wird gewöhnlich als nur aus einer Zelle bestehend dargestellt. Die Hauptmasse des Organs wird in der That nur von dieser gebildet. Ich kann jedoch mit Sicherheit bei *A. lumbricoides* in dem unpaaren Ausführgang zwei weitere Zellen nachweisen, die eben diesen Ausführgang bilden.

stellt werden, da dieser Nerv, ohne in eine Ganglienzelle einzutreten, bis zum Nervenring zieht, in dem er nicht weiter zu verfolgen ist. Bevor wir die Darstellung des eigentlichen nervösen Endapparats beginnen, möge noch kurz das Verhalten der Cuticula und der Stütz- und Geleitzelle innerhalb der Papille geschildert werden. Die Cuticula ist im Bereich der Papille stark verdünnt, wie aus den Figg. 24 und 29 zu ersehen ist. Ihre feinere Structur ist hier in den Lippen viel weniger deutlich als im übrigen Körper; sie soll später bei Betrachtung der Halspapille näher besprochen werden. Es sei nur auf die in Fig. 24 dargestellte, dunkler gefärbte Innenzone hingewiesen, von der ebenfalls dunkle Strahlen in die äussern Schichten hinein ausgehen. Die dunkle Zone entspricht wohl den gekreuzten Faserschichten, die sonst an dieser Stelle der Cuticula nachzuweisen sind. Die eigentliche Papillenvorwölbung wird durch die Stütz- und Geleitzelle der Nervenfaser gebildet, deren Verhalten aus Fig. 20a—f zu ersehen ist, einer Reihe auf einander folgender Querschnitte, deren letzter den nervösen Endapparat enthält. Im Schnitt a sehen wir, dass die Geleitzelle *gls. l* näher an der Cuticula liegt, während die den Nerven enthaltende Stützzelle *sts. l* in einer rinnenförmigen Einsenkung der erstern liegt. In Schnitt b ist dies weiter geschritten, indem die Stützzelle in der Tiefe der Rinne mit der Geleitzelle verwachsen ist. In Schnitt c und d hat sich die Geleitzelle an die Cuticula angelegt, ist sehr schmal geworden und umfasst die Stützzelle etwa in der Hälfte ihres Umfangs. In d erkennen wir ferner, dass in der Stützzelle die den Nerv umgebenden Partien sich dunkler färben und im Gegensatz zu der übrigen körnigen Structur fasrig erscheinen. In e hat dieser fasrige Theil den körnigen fast ganz verdrängt; die Geleitzelle trennt nur noch als schmaler Saum die Stützzelle von der Cuticula. In f endlich, wo der ganze Querschnitt der Stützzelle die fasrige Structur aufweist, hat diese mit ihrer Nervenfaser die Cuticula erreicht, und die Geleitzelle ist nur noch auf den beiden Seiten in ihren letzten Ausläufern erhalten.

Die dicke Nervenfaser, die unser Sinnesorgan bildet, biegt kurz vor der ja seitlich an der Lippe gelegenen Papille in ziemlich scharfem Bogen um, um zu dieser zu gelangen (Fig. 29). Hinter dieser Biegung verdickt sie sich beträchtlich, bildet eine bauchige Anschwellung (Fig. 29 *ba*). Sodann verjüngt sie sich wieder und zeigt eine kräftige Einschnürung (Fig. 29 *es*), durch die der eigentliche Endapparat von der übrigen Faser geschieden wird. Es folgt dann der mit *chr* bezeichnete Abschnitt, der die Form eines Kegelstumpfs zeigt, dessen

Basis sich an die Einschnürung (*es*) anschliesst. Dieser Abschnitt ist schon bei schwacher Vergrösserung dadurch kenntlich, dass er bei Anwendung der gebräuchlichen Färbemittel eine intensiv dunkle Farbe annimmt. Und nun, dicht unter der Cuticula, erweitert sich der Nerv zu einem Raum von linsenförmiger Gestalt (Fig. 29 *lir*), der an seiner peripheren Fläche von der Cuticula begrenzt wird. Dieser linsenförmige Raum ist ebenso wie der vorausgegangene „chromatische Kegel" für diese Art von Sinnesorgan charakteristisch. Hier an der Cuticula endet nun jedoch der Nerv nicht, sondern tritt durch ein von der Cuticula gebildetes Röhrchen an die äussere Körperoberfläche. In Fig. 29 ist im Schnitt nur der Beginn dieses Röhrchens enthalten, vollständig ist es in Fig. 24 enthalten. Wir sehen hier, dass es die Cuticula nicht senkrecht in der Fortsetzung des Nerven durchsetzt, sondern schräg durch sie hindurchtritt. Deshalb sind auch so deutliche Bilder wie dieses nicht sehr häufig. An dem Röhrchen kann man zwei Abschnitte unterscheiden, einen innern und einen äussern. Der innere ist sehr eng (*ek*), färbt sich intensiv und verläuft in leicht Sförmiger Biegung durch die innere, dunkel gefärbte Schicht der Cuticula, an deren Grenze der äussere Abschnitt beginnt. Dieser bildet einen weiten Sack (*wk*), der sich von aussen einsenkt und sich ebenso färbt wie die übrige Cuticula, so dass er meist sehr schwer zu sehen ist. In dem engen Theil des Canals lässt sich wegen dessen starker Färbbarkeit der Nerv nicht mehr verfolgen, in dem äussern weiten Abschnitt jedoch sieht man ihn als zarten Strang in dessen Centrum verlaufen.

Gehen wir nunmehr zur Betrachtung des feinern Baues des Endorgans über. Der Abschnitt, den wir als chromatischen Kegel bezeichnet haben, bietet sich auf verschiedenen Präparaten in etwas verschiedener Weise dar. In Fig. 29 sehen wir den dunkler färbbaren Theil vor allem an der Basis des Kegels. Durch den ganzen Kegel hindurch zieht ein feines, sich ebenfalls dunkler färbendes Röhrchen, das an der Grenze von linsenförmigem Raum und Kegel endet. Von hier aus durchzieht dann eine sich mit Hämatoxylin kräftig färbende Fibrille den linsenförmigen Raum und zieht nach dem Beginn des die Cuticula durchsetzenden Canals. Für gewöhnlich zeigt der chromatische Kegel mehr den Bau der Fig. 27. Er scheint nicht aus einer einheitlichen, sich nur in bestimmten Zonen anders färbenden Substanz zu bestehen, vielmehr sieht man der Grundmasse des Nerven einzelne, sich dunkler färbende Stränge eingelagert. Auch von dem Röhrchen kann man meist eine Andeutung erkennen. Typisch

ist, dass den linsenförmigen Raum nicht eine, sondern immer mehrere aus dem Nerven kommende Fibrillen durchziehen. Gewöhnlich konnte ich 3 oder 4 feststellen. In Fig. 27 sind 2 in ihrem ganzen Verlauf (*nf*) eine Strecke weit sichtbar. Von diesen Fibrillen tritt immer nur eine durch das Centrum des linsenförmigen Raums und erreicht die Cuticula am Beginn des durchbohrenden Canals. Einen Eintritt in diesen vermochte ich zwar nie zu beobachten, bezweifle aber nicht, dass er stattfindet. Die andern Fibrillen durchsetzen den linsenförmigen Raum schräg, bisweilen vollständig symmetrisch rechts und links von der centralen Fibrille und heften sich bisweilen etwas verdickt an der Cuticula an. Was schliesslich den linsenförmigen Raum selbst anbetrifft, so färbt sich sein Inhalt, der ja aus der Substanz des Nerven besteht, gewöhnlich etwas dunkler als der Nerv. Die Structur erscheint sehr feinkörnig, und die ganze Masse ist manchmal durch Schrumpfung von der Wand losgelöst. Bisweilen zeigt sich ferner die centrale, die Fibrillen enthaltende Partie etwas dunkler gefärbt. Die Wand des linsenförmigen Raums färbt sich gewöhnlich sehr intensiv. Sie wird nicht etwa vom Nerven selbst gebildet, sondern von der Stützfaser, wie sich leicht feststellen lässt.

Die Deutung dieser Verhältnisse lässt sich nicht ganz zuverlässig durchführen. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass die durch den linsenförmigen Raum hindurch tretenden Fibrillen Neurofibrillen vorstellen, die aus dem Nerven stammen. Merkwürdig ist dabei allerdings, dass alle ausser einer sich an der Cuticula festheften, was nicht gerade für ihre Function als reizleitendes Element spricht. Wie sie sich im Nerven verhalten, vermag ich nicht mit Sicherheit anzugeben. Untersucht man einen innerhalb der Lippen geführten Querschnitt durch die dicke Nervenfaser (Fig. 23), so findet man stets in der Mitte oder auch excentrisch einen stärker gefärbten Kreis, der an mehreren Punkten seiner Peripherie Verdickungen zeigt. Dieser Kreis oder, richtiger gesagt, diese Röhre erweitert sich immer mehr, je näher der Nerv seinem Endapparat kommt, und in der Nähe dieses nimmt sie fast den gesammten Querschnitt der Nervenfaser ein. Hinter den Lippen verschwindet diese Bildung vollständig, und es hat den Anschein, als ob im Nerven zerstreut zahlreiche Fibrillen verliefen. Leider gaben die Längsschnittsbilder hier keine genügende Auskunft. Welche Beziehung diese Bildung nun zu dem Endapparat hat, ist schwer zu sagen. Am wahrscheinlichsten erscheint mir, dass jene dunkle Röhre in die stark färbbare Substanz des chromatischen Kegels übergeht und dass die verdickten Stellen im Querschnitt der Röhre

die Durchschnitte der ihr eingelagerten Fibrillen darstellen, die dann nach dem Durchtritt durch den chromatischen Kegel frei werden.

Etwas anders verhält sich das eben beschriebene Sinnesorgan bei *Ascaris megalocephala*, weshalb dies eine besondere Besprechung erheischt. Neu hinzu kommt hier nur ein Aufhängeapparat des Endorgans, der *A. lumbricoides* vollständig fehlt. Hesse (6) hat diese Einrichtung bereits gesehen und als ein Septum gedeutet, über dessen gewebliche Natur, ob bindegewebig oder musculös, er sich nicht aussprechen wollte. In Fig. 22 ist ein solches Sinnesorgan abgebildet, an dem die Anordnung dieses Apparats (*sept*) zu erkennen ist. Von einer musculösen Natur desselben kann allerdings nicht die Rede sein. Im Umkreis des linsenförmigen Raums, der eine Strecke weit in die Cuticula eindringt, springt diese in Form eines Ringwulstes, im Schnitt demnach zweier Fortsätze, in das darunter liegende Gewebe vor (*rw*). Von diesem Wulst gehen nun nach allen Seiten Faserzüge aus, die im Bogen das Gewebe durchsetzen und sich dann an der Cuticula anheften. Sie bilden so ein vollständiges Septum, durch das jederseits (im Schnitt) ein Raum (*ra*) abgegrenzt wird. Zusammengesetzt ist dieses Septum aus zahlreichen, wirr durch einander geschlungenen Fasern von beträchtlicher Dicke und starker Tinctionsfähigkeit. Wie gesagt, sind sie nicht musculöser Natur, sondern sind die gleichen Fasern, die in dem stark entwickelten Subcuticulargewebe der Lippe sehr reichlich vorhanden sind, dasselbe vielfach verzweigt nach allen Seiten durchsetzen und sich an der Cuticula anheften. Jeden Falls kommt ihnen ein hoher Grad von Festigkeit, vielleicht auch Elasticität zu. Nicht alle diese Fasern des Septums setzen sich am Ringwulst der Cuticula an, ein Theil von ihnen zweigt vielmehr von den andern ab und setzt sich an der Grenze von chromatischem Kegel und linsenförmigem Raum an. Der von dem Septum abgegrenzte Raum (*ra*) ist von einem dichten Subcuticulargewebe erfüllt. Kerne finden sich nicht darin, dagegen ist es von zahlreichen, durch einander gewundenen, stark färbbaren Fibrillen durchzogen.

Der Inhalt des linsenförmigen Raums ist in dem abgebildeten Präparat etwas geschrumpft und von der Cuticula losgerissen. Durch ihn hindurch sehen wir wieder eine Anzahl Neurofibrillen (*nf*) ziehen. Dagegen zeigt nun hier der chromatische Kegel einen Bau, wie er bei *A. lumbricoides* niemals zur Beobachtung kam. Er ist nämlich aus einer grossen Zahl dicht neben einander gelagerter, intensiv färbbarer Pyramiden (*ke*) zusammengesetzt, die der Grundmasse des Nerven eingelagert sind. Die Spitzen der Pyramiden liegen genau an der Grenze

des linsenförmigen Raums. Von der Basis jeder dieser Pyramiden geht eine sehr zarte Fibrille (*nf*) aus, die sich in den Nerven hinein fortsetzt, aber nur eine kleine Strecke weit zu verfolgen ist. Auch die durch den linsenförmigen Raum hindurch tretenden Fibrillen stehen mit diesen Pyramiden in Zusammenhang. Zwar gelang es nicht, festzustellen, dass aus jeder Pyramide eine Fibrille in den linsenförmigen Raum tritt, immerhin ist es aber sehr wahrscheinlich. Die Pyramiden stellen demnach Anschwellungen oder vielmehr richtiger Hüllen der Neurofibrillen dar. Die eben beschriebenen Thatsachen scheinen mir übrigens nicht unwesentlich zu sein für die Auffassung der dicken Nervenfaser. Es treten nämlich in den nervösen Endapparaten aller Sinnesorgane des Spulwurms Bildungen auf, die mit jenen Pyramiden zu vergleichen sind, und zwar in jeder Nervenfaser ein solches Gebilde. Die dicke Nervenfaser des hier besprochenen Sinnesorgans wäre also als so viel gewöhnlichen Nervenfasern gleichwerthig zu erachten, wie sie chromatische Pyramiden, resp. Neurofibrillen enthält.

Das mediale Sinnesorgan der Submedianpapillen. Dieses Organ findet sich, wie erwähnt, innerhalb derselben Papille wie das eben besprochene. Ihre gegenseitige Lage ist aus Fig. 24 zu entnehmen. Von dem lateralen Organ ist es durch eine vorspringende Leiste der Cuticula getrennt. Im Bereich des Organs ist letztere stark verdünnt durch die tief einspringende Stützzelle. Der Sinnesapparat selbst ist ein sehr einfacher. Er besteht wieder aus einer einzigen Nervenfaser, die dicht unter der Cuticula ihr Ende erreicht, diese also nicht durchbohrt. Die Nervenfaser selbst ist ziemlich schmächtig und gelangt im Innern ihrer Stützzelle bis zum Endapparat. Die letztere bildet dicht unter der Cuticula eine besondere Einrichtung zur Aufnahme des Nervenendes. Es ist dies ein mit seiner Basis der Cuticula aufsitzender Kegelstumpf (Fig. 24 *rec*), der durchaus homogen erscheint und sich mit Kernfarbstoffen sehr intensiv färbt. Er sei wegen seiner Function Receptaculum genannt. Von dem der Cuticula abgewandten Ende desselben ziehen jederseits vom Nerven ebenfalls dunkel gefärbte scharfe Linien nach hinten, die das Schnittbild des Canals darstellen, in dem die Nervenfaser zum Receptaculum gelangt. Die Endigung der Nervenfaser selbst ist eine sehr einfache. In der Nähe der Cuticula angelangt, verjüngt sie sich plötzlich und läuft allmählich in eine feine Spitze aus. Am Beginn der Verjüngung liegt eine Zone, in der sich die Faser sehr intensiv färbt, weshalb ich sie mit einer chromatischen Pyramide des vorigen Sinnesorgans vergleichen möchte. Aber auch das übrige zugespitzte Ende färbt sich

wesentlich intensiver als die Nervenfaser im Allgemeinen, weshalb von der chromatischen Zone aus ein Verfolgen der Neurofibrille unmöglich wird. Die fein ausgezogene Spitze des Nerven tritt in das Receptaculum ein, das hierzu einen Canal enthält. Dieser verläuft ebenso wie die Nervenspitze in leichtem Bogen nach der lateralen Seite. Bisweilen schien es, als ob die feine Spitze des Nerven ein Knöpfchen bildete.

Das dorsale Sinnesorgan der Lateralpapillen. Dieses Organ ist vor allen andern Sinnesapparaten des Spulwurmkörpers dadurch ausgezeichnet, dass nicht weniger als 12 Nervenfasern in seine Bildung eingehen. Der Verlauf dieser innerhalb der Stützzelle wurde bereits oben genau dargestellt, so dass hier nur noch die Besprechung des Endapparats erübrigt. Die von der Cuticula gebildete Papillenwarze ist nicht sehr bedeutend und nicht sehr scharf abgesetzt. Sie wird nur an der betreffenden Stelle sehr dünn. Die Stützzelle spitzt sich in der Nähe der Cuticula immer mehr zu, tritt dann in den engen Canal, der zwischen den Lippen der verschmälerten Cuticula gebildet wird, und durchsetzt diesen als feines Röhrchen bis zur äussern Oberfläche (Fig. 25). Das Verhalten der 12 in der Stützzelle eingelagerten Nervenfasern ist ein sehr einfaches. Unter der Cuticula angelangt, bildet eine jede wieder einen stark färbbaren Abschnitt (Fig. 25 *chr*), der oben besprochenen chromatischen Pyramide vergleichbar. Diese chromatischen Abschnitte liegen sämmtlich auf gleicher Höhe. Die in den Nerven deutlich sichtbare centrale Neurofibrille ist von hier ab nicht mehr zu verfolgen. Es ist bemerkenswerth, dass gewöhnlich eine Nervenfaser erst auf der Höhe der chromatischen Abschnitte in die Stützzelle eintritt, weiter hinten dagegen ausserhalb verläuft (Fig. 25). Eine kurze Strecke peripher von den chromatischen Abschnitten verschmelzen sämmtliche 12 Nervenfasern zu einem einheitlichen Zapfen, der, allmählich sich verjüngend, durch den von der Stützzelle gebildeten Canal verläuft und, fein abgestumpft, an der äussern Körperoberfläche endet. Instructiv ist auch das Studium einer Reihe von Querschnitten durch dieses Organ, wie sie in Fig. 18a—d abgebildet sind. In d sehen wir die Stützzelle mit den 12 Nervenfasern im Innern, eine jede mit ihrer Neurofibrille. Der Schnitt c ist durch die chromatischen Abschnitte der Nervenfasern geführt. Sie sind so dicht hier zusammengepackt, dass nur 8 eingezeichnet wurden, die andern zwischen diesen liegend zu denken sind. Im Centrum einer jeden Faser sieht man einen hellen Punkt, der wohl auf die Neurofibrille zu beziehen ist. In b sind die Nervenfasern bereits ver-

schmolzen, und man sieht innerhalb der Stützzelle einen Querschnitt, von der Basis des Zapfens herrührend. In a endlich ist das Ende des Apparats etwas schräg getroffen, so dass das von der Stützzelle gebildete, die Cuticula durchbohrende Röhrchen (*r*) sichtbar ist, ebenso wie der es durchsetzende Nervenzapfen, dessen Spitze ein wenig über die äussere Oberfläche vorragt.

Das ventrale Sinnesorgan der Lateralpapille. Wahrscheinlich handelt es sich hier sogar um zwei verschiedene Sinnesorgane; da es mir aber leider nicht gelang, über den Bau der Endapparate dieser vollständige Klarheit zu erlangen, so sollen sie hier nicht getrennt behandelt werden. Die zu dem Sinnesorgan gehörige Stütz- und Geleitzelle verhält sich ähnlich wie bei dem lateralen Submedianorgan. In der Nähe der Cuticula angekommen, verbreitert sich die Geleitzelle und legt sich der Cuticula an. Die Stützzelle tritt eng an die Geleitzelle heran und gelangt schliesslich in einer von der Geleitzelle gebildeten Rinne scharf zugespitzt zur Cuticula (Fig. 26). Die Geleitzelle breitet sich dabei wie ein Kissen auf beiden Seiten der Stützzelle aus. Die Nervenfaser gelangt innerhalb ihrer Stützzelle, durch deren spitzes Ende sie tritt, bis zur Cuticula. Der Endapparat scheint sehr subtil zu sein; genau konnte er nicht erforscht werden. Unter der Cuticula liegt ein dunkel gefärbtes Kegelchen, das jeden Falls die gleiche Bildung darstellt wie das Receptaculum des medialen Submedianorgans. In dieses Receptaculum ragt ein ebenfalls dunkel gefärbtes Spitzchen ein, das sich ventralwärts ebenfalls verjüngt, also die Gestalt eines Doppelkegels hat. Es scheint dem Nerven eingelagert und stellt vielleicht eine ähnliche Endigung wie die des medialen Submedianorgans dar, unter starker Verkürzung des peripher sten Theils.

In dieser Papille endigt nun aber noch eine Nervenfaser und zwar in sehr merkwürdiger Weise. Diese verläuft nämlich im Bereich der Lippen innerhalb der Unterlippenfaserzelle. Dass diese aber nicht etwa der Nervenfaser als Stützzelle zugehört, geht daraus hervor, dass sie gar nicht mit ihr zur Peripherie gelangt. Etwa auf der Höhe der Lateralpapillen angelangt, tritt nämlich die Nervenfaser aus der Faserzelle heraus und verläuft direct in dorsaler Richtung nach dem ventralen Lateralorgan. Hier tritt sie (Fig. 26 *ne. v*), ohne an Volumen abzunehmen, bis an die Cuticula heran. Ein Endapparat liess sich niemals mit Sicherheit nachweisen und kann, wenn er vorhanden ist, nur sehr minimal sein. In dem abgebildeten Falle erscheint der Nerv dicht an der Cuticula etwas dunkler gefärbt, ferner

findet sich darüber eine feine Einsenkung der letztern, die vielleicht auf eine Durchbohrung schliessen lässt. In einem einzelnen Falle sah ich die Nervenfaser unter der Cuticula keulenartig angeschwollen. Jeden Falls haben wir es auch hier mit einem besondern Sinnesorgan zu thun, so dass in den Lippen nicht weniger als 5 verschiedene Sinnesapparate vorkommen.

Fassen wir zum Schluss noch einmal ganz kurz die Ergebnisse dieses Abschnitts zusammen:

1) Das laterale Submedianorgan wird von einer dicken Nervenfaser gebildet; ausgezeichnet durch chromatischen Kegel, linsenförmigen Raum, den mehrere Neurofibrillen durchsetzen, die Cuticula durchbohrenden, aus zwei Abschnitten bestehenden Canal. Bei *A. megalocephala* ist der chromatische Kegel aus einzelnen, in Neurofibrillen übergehenden Pyramiden aufgebaut.

2) Das mediale Submedianorgan wird von einer sehr schmächtigen Nervenfaser gebildet; von einem chromatischen Abschnitt beginnend, verjüngt sie sich und endet mit feiner Spitze unterhalb der Cuticula in einem von der Stützzelle gebildeten Receptaculum.

3) Das dorsale Lateralorgan wird von 12 Nervenfasern gebildet, die peripher nach einem chromatischen Abschnitt mit einander verschmelzen; der so gebildete Zapfen durchsetzt zugespitzt in einem von der Stützzelle gebildeten Röhrchen die Cuticula.

4) Das ventrale Lateralorgan wird von einer Nervenfaser gebildet, die mit einem stark färbbaren Spitzchen unter der Cuticula in einem Receptaculum endet. Daneben endet ein eine Strecke weit in der Unterlippenfaserzelle verlaufender Nerv ohne deutlichen Endapparat unter der Cuticula.

Literatur. A. SCHNEIDER (13) war meines Wissens der Erste, der die Versorgung der Lippenpapillen durch Nerven erkannte. „Sie treten in die körnigen Massen, welche die die Haut durchsetzenden kegelförmigen Löcher erfüllen, und lösen sich darin auf." LEUCKART (10) sieht in der Subcuticula der Papillen eine deutliche Streifung, „die aber nicht ohne weiteres auf Nerven bezogen werden darf". Bei *A. lumbricoides* konnte er zwar einige Nervenfasern bis in die Kopfpapille hinein verfolgen, der grössere Theil der Streifen scheint ihm aber doch anderer Natur zu sein. BÜTSCHLI (3) hält es nach den an den Schwanzpapillen gemachten Erfahrungen für das Wahrscheinlichste, „dass je eine Mundpapille auch nur von einer Nervenfaser versorgt wird, und fragt es sich dann sehr, welchen Zweck die zahlreichen Fasern haben, welche in den Seiten- und Submedianlinien von dem

Nervenring nach vorn laufen". Ein Theil diene vielleicht zur Versorgung des Oesophagus, ein anderer habe vielleicht nur den Zweck, die vorn um den Oesophagus liegenden Ganglienzellen mit dem Schlundring zu verbinden. Genauere Angaben über die Lippensinnesorgane finden sich dann erst bei Hesse (6). Er unterscheidet zwei Arten von Organen: die einfachen Lippenpapillen, bei denen das verjüngte Ende des Nerven durch eine Oeffnung in der Cuticula mit der Aussenwelt in Berührung tritt; sie werden durch mehrere Nervenfasern versorgt; ferner feinere Sinnesorgane, welche durch die Cuticula mittels eines dünnen, fadenförmigen Fortsatzes durchtreten. „Der Uebergang des Fortsatzes in den Nerven ist ziemlich schwierig zu verfolgen, weil er verdeckt ist durch eine dicke Membran, welche sich unter der Endigung des Organs im Kreise herum ausspannt." Die „feinern Sinnesorgane" sind die lateralen Submedianorgane, die eigentlichen Sinnespapillen alle andern Organe. Schliesslich wäre noch der Untersuchung von Hamann (5) an *Lecanocephalus* zu gedenken, der von den Lippenpapillen angiebt, dass zwei oder mehr Nervenfasern hineintreten. Einen Kern konnte er nicht nachweisen, vermuthet aber sein Vorhandensein. Eine umfangreiche Arbeit von Jammes (8) aus dem Jahre 1894 sei als Curiosum erwähnt, weil sie auf 205 Seiten Text und 11 Tafeln, abgesehen von einer neuen — übrigens unrichtigen — Darstellung der Subcuticula, nicht eine einzige neue Thatsache über den Bau der Nematoden beibringt! Ueber die Sinnesorgane berichtet er: „Les organes des sens sont uniquement représentés par de petits soulèvements de la substance ectodermique; j'ai impregné ces organes au chlorure d'or et leur structure m'a paru d'une simplicité extrême. Je n'ai point vu des filets nerveux, qui leur paraissent spéciaux; . . . Ces soulèvements semblent en rapport avec les cellules nerveuses les plus voisines. La structure épithélio-nerveuse de toute la couche ectodermique vient à l'appui de cette idée" (!).

II. Die Halspapillen.

A. Topographie.

Die zuerst von Schneider (13) beschriebenen Halspapillen liegen im Bereich der Seitenlinie, nicht weit hinter dem Nervenring und zwar jederseits eine. Sie liegen nicht genau in der Frontalebene, also der Mitte der Seitenlinie, sondern etwas nach der Dorsalseite verschoben. Ihr Bau kann nur auf frontalen Längsschnitten studirt werden. Die Papille selbst besteht nämlich aus einer den nervösen

Endapparat enthaltenden Einbuchtung der Cuticula, die schräg nach vorn gerichtet ist, so dass Querschnitte natürlich sehr wenig zeigen können. Der Sinnesapparat wird wieder von einer einzigen Nervenfaser gebildet. Ihr Verhalten centralwärts kann leider nicht mit absoluter Sicherheit angegeben werden. Es scheint mir nach meinen Präparaten allerdings sehr wahrscheinlich, dass sie mit einer jener riesengrossen Ganglienzellen in Verbindung steht, die in der Nähe der Papille der Seitenlinie eingelagert sind und mächtige Nervenfasern nach dem Nervenring senden. In Fig. 28, einem aus mehreren Schnitten combinirten Situsbild, ist dies so dargestellt. Vollständig sicher kann dies deshalb nicht angegeben werden, weil an dieser Stelle so zahlreiche Nerven und Ganglienzellen durch einander liegen, dass es kaum möglich ist, eine einzelne in den Schnitten zu verfolgen.

Zu dem Nerven der Halspapille gehört ebenfalls eine Stützzelle (*sts. ha*) und eine Geleitzelle (*gls. ha*). Die letztere lässt sich leicht durch ihren Bau als eine selbständig gewordene Zelle der Seitenlinie erkennen. Sie durchsetzt in leichter Biegung nach vorn die Seitenlinie bis etwa zur Mitte zwischen Cuticula und Oesophagus; in der Nähe des Endes liegt auch der Kern. Auch die Stützzelle reicht als schmales, lang gestrecktes Gebilde bis etwa zur Mitte zwischen Oesophagus und Cuticula. Sie ist in ihrem grössern Theil vollständig von der Geleitzelle umhüllt. Wir haben so hier den hübschen Fall, dass drei Zellen in einander eingeschachtelt sind. Der Theil, in welchem der Kern liegt, verhält sich anders als bei der Geleitzelle. Er ist etwas verbreitert und verläuft von vorn nach hinten. Nach beiden Seiten lang gestreckt und spitz zulaufend verliert er sich allmählich in der Seitenlinie. Der wichtigste Theil der Zelle, der in transversaler Richtung zu der Papille ziehende, erscheint daher als ein seitlicher Ast der von vorn nach hinten verlaufenden Zelle. In einem Längsschnitt der Zelle, der den Transversalast nicht trifft, also einem Sagittalschnitt, ist diese daher sehr leicht mit einer Ganglienzelle zu verwechseln.

B. Histologie.

a) Die Cuticula.

Es ist hier nicht der Platz, eine eingehende Darstellung des interessanten Baues der Cuticula zu geben. Es sei nur kurz so viel mitgetheilt, wie für das Verständniss der Veränderungen im Bereich der Papille nöthig ist. Nähere Mittheilungen über den Gegenstand hat vor allem Van Bömmel (15) gegeben, wo auch die ältere Literatur

angegeben ist. Durch eine neuere Untersuchung von TOLDT (14) sind einige wenige richtige Daten hinzugekommen; das vermeintliche Hauptresultat dieser Arbeit aber, die Entdeckung eines regelmässigen Saftbahnsystems, beruht auf einem groben Irrthum. VAN BÖMMEL unterscheidet von aussen nach innen folgende Schichten: Zu äusserst liegt die äussere Rindenschicht (Fig. 21 *aR*), an der man eine besonders stark lichtbrechende Aussenzone unterscheiden kann, von der VAN BÖMMEL richtig bemerkt, dass sie allein die Ringe der Cuticula bilde. Wir wollen sie Grenzhäutchen nennen (*Grh*). TOLDT leugnet mit Unrecht seine Existenz und glaubt, dass die Bänder der äussern Rindenschicht direct an die Aussenwelt grenzen. Die eigentliche äussere Rindenschicht besteht aus circulären Bändern, die an den Ringgrenzen von einander getrennt sind. Es folgt dann eine (im gefärbten Präparat) hell erscheinende innere Rindenschicht (*iR*), in der wieder ein besonderer, stärker färbbarer innerer Theil (iR^1) zu unterscheiden ist. Die innere Rindenschicht wird an der Grenze eines jeden Rings durchsetzt von einer circulären Lamelle (*Rgr*), die sich dunkler färbt. Deren innerster Theil verhält sich etwas anders als der äusserste, worauf aber nicht eingegangen werden soll. Es folgt dann VAN BÖMMEL's Fibrillenschicht (*Pl*), auf die TOLDT seine Saftbahnen aufbaut; darüber soll zum Schluss gehandelt werden. Die Hauptmasse der Cuticula wird von der nun folgenden homogenen Schicht (*h. Sch*) gebildet, an der eine besondere Structur nicht wahrzunehmen ist. Es folgt eine bei *A. lumbricoides* ziemlich dünne Schicht, die Bänderschicht (*Bsch*), für die TOLDT bei *A. megalocephala* eine Zusammensetzung aus Ringen angiebt. Die nun folgenden Faserschichten, die äussere, mittlere und innere (*fsch*), sind in Fig. 21 nicht genauer ausgeführt. Sie bestehen aus parallel gelagerten, diagonalen Fasern, die im Längsschnitt als Reihen von Säulchen erscheinen. Die mittlere Faserschicht ist die bedeutendste; ihre Fasern kreuzen die der gleich gerichteten innern und äussern Schicht unter einem Winkel von annähernd 45°. Es folgt dann schliesslich die Basalschicht (*bas*), von der TOLDT eine besondere, innen liegende Grenzmembran unterscheidet.

Kommen wir nunmehr zur Fibrillenschicht zurück. Nach VAN BÖMMEL besteht sie aus einem Flechtwerk mannigfach unter einander verbundener Fasern, die sich da ansetzen, wo die Lamellen der innern Rindenschicht aufhören. Von dem Netzwerk gehen Fortsätze aus, die senkrecht die homogene Schicht durchsetzen und bis zur Bänderschicht gelangen. In diesen Bildungen glaubt nun TOLDT

ein complicirtes Saftbahnsystem zu sehen, das folgendermaassen gebaut sein soll: Die ringförmigen Lamellen VAN BÖMMEL's, die die einzelnen Ringe der innersten Rindenschicht abgrenzen, stellen nichts anderes vor, als Theile der innern Rindenschicht, in die dicht neben einander stehende Saftcanälchen eingelagert sind, die von der äussern Oberfläche kommend, die Rindenschicht durchsetzen. An der Grenze der letztern biegen sie nach vorn um und vereinigen sich mit andern zu einer Sammelbahn (es werden solche 1. und 2. Ordnung unterschieden), die die homogene Schicht durchsetzt. Die verschiedenen Vereinigungsstellen werden durch Verbindungsbahnen verbunden, die zusammen mit den parallel der Cuticula verlaufenden Bahnen die Fibrillenschicht bilden. Die Sammelbahnen treten zwischen den Abschnitten der Bänderschicht hindurch, durchsetzen die äussere Faserschicht, laufen eine Strecke nach vorn, durchsetzen die mittlere Faserschicht, laufen dann wieder rückwärts, durchsetzen die innere Faserschicht und treten durch Basalschicht und Grenzmembran in die Subcuticula über.

Von diesem ganzen complicirten System existirt nun in Wirklichkeit gar nichts. Unter der innern Rindenschicht breitet sich ein dichtes Netzwerk von Fasern aus, über deren Substanz und Consistenz nichts ausgesagt werden kann. So viel aber steht sicher fest, dass es keine Canäle sind. Diese Fasern, wie wir sie auch nennen wollen, ohne damit ihre fibrilläre Natur auszudrücken, kommen durchaus nicht zwischen den einzelnen Ringen von aussen her. Vielmehr kann man auf das Deutlichste erkennen, wie sie eine Auflockerung der innersten, dunklern Lage der innern Rindenschicht (Fig. 21 *iR*[1]) darstellen, mit der sie in continuirlicher Verbindung stehen. Man kann es vielleicht so ausdrücken, dass diese Schicht sich nach der homogenen Schicht zu netzartig ausfranst. Die Fibrillenschicht bildet ein deutliches, sehr engmaschiges Netz, an dessen Knotenpunkten öfter stark lichtbrechende Körnchen liegen. Die Verbindung mit den Lamellen (*Rgr*) geschieht nur im Bereich der innern, dunklen Lage der Rindenschicht, während die Lamellen selbst eine durchaus selbständige Bildung darstellen. Von der Fibrillenschicht gehen ferner Fasern senkrecht durch die homogene Schicht hindurch bis zur Bänderschicht (*gf*). Es sind dies die Sammelbahnen TOLDT's. Sie sind besonders kräftig zwischen zwei Ringgrenzen, aber auch zwischen diesen in unregelmässigen Mengen vorhanden. An der Fibrillenschicht fliessen oft mehrere zusammen und erscheinen an der Basis verbreitert. Von den regelmässigen Sammelbahnen 1. und 2. Ordnung ist nichts zu sehen. Die Fasern

durchsetzen die homogene Schicht bis zur Bänderschicht, verlaufen dabei manchmal leicht geschlängelt, spalten sich auch in zwei Aeste. Von einem Durchtreten durch die Faserschichten oder gar einem Uebergang in die Subcuticula kann gar keine Rede sein. (In Fig. 21, die einem Präparat entnommen ist, das für das Studium der Cuticula nicht geeignet gefärbt war, sind diese Verhältnisse nicht so deutlich zu sehen wie auf andern Präparaten, die aber nicht abgebildet wurden, da der Gegenstand ja eigentlich nicht in den Rahmen dieser Untersuchung gehört.) Vollständig in das Reich der Phantasie werden die Saftbahnen verwiesen, wenn wir das Verhalten der Fibrillenschicht und Fasern im Bereich der Papille betrachten, was später geschehen soll.

b) Die Stütz- und Geleitzelle.

Die Stützzelle erscheint maschig-fasrig gebaut und färbt sich ziemlich dunkel. In der Nähe der Papille (Fig. 21) zeigt sie öfters dunkler erscheinende, dichtere Stränge. In der Grundsubstanz sieht man dunkler gefärbte, scharf contourirte Fibrillen geschlängelt verlaufen (s. die Querschnitte Fig. 12, 13). Besonders deutlich sind diese in dem von vorn nach hinten verlaufenden, den Kern enthaltenden Abschnitt der Zelle (Fig. 14 *fi*), in dem sie auf lange Strecken sich verfolgen lassen. Fig. 14 zeigt auch das allmähliche Verlaufen der Stützzelle in dem Gewebe der Seitenlinie.

Die Geleitzelle schliesst sich in ihrem Bau eng an das Gewebe der Seitenlinie an. Sie besteht aus einer stark vacuolisirten Grundsubstanz, die in den Zwischenwänden der Vacuolen ein maschig-fasriges Gefüge zeigt. In der Nähe der Papille sind der Zelle zahlreiche, stärker färbbare Kugeln eingelagert, wie sie sich auch in grosser Zahl im Seitenliniengewebe vorfinden. Sie stellen wohl Stoffwechselproducte dar. In der Nähe der Papille umhüllt die Geleitzelle vollständig die Stützzelle. In einiger Entfernung von der Cuticula zieht sich die Hauptmasse des Gewebes nach einer Seite (Fig. 12), und da, wo ihr Kern liegt, schmiegt sie sich der Stützzelle nur noch einseitig an (Fig. 13).

Auf den interessanten Bau des Seitenliniengewebes will ich hier nicht näher eingehen, dies vielmehr einer besondern Publication vorbehalten. In Fig. 21 ist sein Habitus an der betreffenden Stelle möglichst genau eingetragen worden. Es sei nur nochmals auf das oben (S. 6 Anm.) über seine Zusammensetzung aus ektodermalen und mesodermalen Bestandtheilen Gesagte hingewiesen.

c) Das nervöse Endorgan.

Die Papille, die die Nervenendigung enthält, dringt von der Seitenlinie aus nicht ganz bis zur Mitte der Cuticula vor. Sie ist etwa birnförmig und steht nur durch einen engen Stiel mit dem Seitenliniengewebe im Zusammenhang. Ueber der Papille ist die Cuticulastructur etwas modificirt. Aeusserlich zeigt die Cuticula die gewohnte Warzenerhebung. Im Bereich dieser sind die Ringfurchen des Grenzhäutchens unterbrochen. Die äussere Rindenschicht besteht nicht aus einzelnen, den Ringen entsprechenden Abschnitten, sondern stellt eine continuirliche Lage unter dem Grenzhäutchen vor. Die die innere Rindenschicht an den Ringgrenzen durchsetzenden Lamellen fehlen natürlich auch. Die dunklere Innenzone der innern Rindenschicht, die wir unterschieden, erlangt im Bereich der Papille eine besondere Mächtigkeit. Indem die Breite des hellern Theils der innern Rindenschicht die gleiche bleibt, indem ferner die Fibrillenschicht auch unter der Warze in gleicher Linie weiterzieht, ja eher einen leichten Bogen nach der homogenen Schicht zu bildet, kommt es zu Stande, dass dieser innerste Theil der innern Rindenschicht einen linsenförmigen Körper von bedeutender Dicke bildet. Die Faserschichten sind durch die Einstülpung der Papille stark verdünnt worden und stellen nur einen schmalen, sich dunkler färbenden Ueberzug über der Basalschicht und Grenzlamelle, die hier nicht von einander zu trennen sind, dar. Die Verengerung des Papillenstiels wird durch die Faserschichten bewirkt, die von vorn her einen scharfen Vorsprung bilden. Die Fibrillenschicht, mit ihren die homogene Schicht durchsetzenden Fasern, erscheint stark modificirt. Das dichte Fasernetz unter der innern Rindenschicht ist nicht vorhanden, vielmehr entspringen direct von letzterer Gruppen bald schmaler, bald breiterer Fasern, die vielfach an ihrer Basis sich mit einander verbinden. Es ist hier besonders deutlich zu sehen, dass diese Fasern nur Fortsätze der dunklen Linse der innern Rindenschicht darstellen und dass von Saftbahnen, Sammelbahnen u. s. w. keine Rede sein kann. Sämmtliche Fasern convergiren nach dem Scheitel der Papille zu, wo sie mit der dünnen Lamelle der Faserschichten verschmelzen. Das Bild erweckt vollständig den Eindruck eines Aufhängeapparats der Papille.

Die Geleitzelle endigt unter der Cuticula und dringt nicht oder nur in sehr geringem Umfang mit in die Papille ein, die vor allem von der Stützzelle gebildet wird. Diese lockert in der Papille ihre Structur durch starke Vacuolisirung auf, so dass sie der der Hypo-

dermis gleich erscheint. Der in der Stützzelle verlaufende Nerv tritt in scharfer Biegung nach vorn hart um die von den Faserschichten gebildete Kante in die Papille ein, wo er seinen Endapparat zeigt. Zunächst schwillt er in der Papille etwas an, zeigt dann aber wieder eine starke Einschnürung (Fig. 21 *schn*). Es folgt dann wieder ein kürzerer, bauchig aufgetriebener Theil, der wiederum durch eine leichte Einschnürung von dem kuppelförmigen Ende des Nerven abgesetzt ist. Die centrale Neurofibrille der Nervenfaser ist zunächst bis zur ersten Einschnürung (*schn*) zu verfolgen. Hier färbt sich der Nerv in einem Ring von der Breite der Einschnürung dunkel, vielleicht dem chromatischen Abschnitt der andern Sinnesorgane vergleichbar. Der nun folgende bauchige Abschnitt färbt sich an der Peripherie ebenfalls dunkler. Er wird von einem feinen Röhrchen durchsetzt, in dem jeden Falls die Neurofibrille verläuft; auch das Röhrchen nimmt Farbstoffe stärker auf. An der Grenze zwischen diesem Abschnitt und der Endkuppel erweitert es sich trichterförmig. Der sich sehr intensiv dunkel färbende Trichter setzt sich in der zweiten Einschnürung an der Peripherie der Faser an, bildet also ein vollständiges Septum gegen die Endkuppel (*pla*). Von dieser Scheidewand aus ist die Neurofibrille wieder deutlich zu sehen, und zwar färbt sie sich jetzt intensiver als sonst. Sie durchsetzt, aus dem Trichter heraustretend, das Centrum der Endkuppel, tritt aus dieser heraus und endet dann frei mit einem feinen Knöpfchen (*kn*). Das Knöpfchen liegt in einem hellen Raum, dessen Zugehörigkeit aber schwer anzugeben ist. Er könnte einmal eine Vacuole der Stützzelle sein oder ein von der letztern frei gelassener Raum oder endlich ein feines Bläschen, welches erst das eigentliche Ende des Nerven darstellt, so dass die Neurofibrille nicht über den Nerven hinaustritt. Eine Entscheidung darüber ist bei der ausserordentlichen Kleinheit des Objects schwierig. Wesentlich ist jeden Falls, dass der Nerv unterhalb der ziemlich dicken Cuticula endet, dieselbe nicht durchbohrt.

Literatur. Die Halspapillen von *Ascaris* wurden von Schneider (13) entdeckt und später von Bütschli (3) beschrieben und abgebildet. Schneider glaubte, dass sie von einem der den Bauch- und Rückenstrang verbindenden Subcuticularnerven versorgt würden. Bütschli wies aber nach, dass sie von einer mit den grossen Ganglienzellen der Seitenlinien parallel verlaufenden Faser versorgt werden. Ueber den feinern Bau bemerkt er, dass er wohl ähnlich wie bei den Analpapillen sei (s. u.). Hesse (6) erklärt merkwürdiger Weise, dass es ihm auf keine Weise gelungen sei, die Halspapillen aufzufinden.

Von Beschreibungen an andern Formen ist noch HAMANN's (5) Mittheilung über eine Papille des rechten Seitenwulstes von *Lecanocephalus* zu erwähnen. Das Organ besteht aus einer sich nach unten verjüngenden Zelle mit Kern, die in eine sich mehrfach theilende Nervenfaser ausläuft. Ueber die Cuticula erhebt sich eine stiftchenförmige Verlängerung. Was diese kernhaltigen Papillen betrifft, wie sie von COBB (4) auch für *Ascaris kükenthali* beschrieben werden, so scheint es mir vollständig sicher zu sein, dass diese nicht existiren. Das, was als Sinneszelle beschrieben wurde, ist die Stützzelle der Nervenfaser, welch letztere am Ende niemals derartig anschwillt, dagegen sehr leicht zu übersehen ist. Mit Sicherheit geht dies aus der Betrachtung der Analpapillen hervor.

III. Die Analpapillen.

A. Topographie.

Die Analpapillen des männlichen Hinterendes sind, trotzdem sie der Zahl nach die wichtigsten Sinnesorgane des Nematodenkörpers darstellen, histologisch die am wenigsten interessanten, so dass wir uns bei ihrer Beschreibung viel kürzer fassen können, als dies bei den andern Sinnesorganen nöthig war. Ihre Vertheilung an der Ventralseite des männlichen Schwanzendes stellt ja bekanntlich ein wichtiges systematisches Merkmal dar. Nach SCHNEIDER sind es etwa 150 Papillen, von denen 14 hinter dem After stehen; von letztern sind 4 Paare zu Doppelpapillen vereinigt. Die Nervenversorgung der Papillen geschieht vom Bursalnerv aus, jenem merkwürdigen, in der Seitenlinie verlaufenden Nervenstrang, der meist als N. recurrens gedeutet wird [1]). Die Nervenfasern verlaufen von dem Bursalnerv eingelagerten Ganglienzellen aus im Bogen durch die Subcuticula nach der Papille ihrer Seite. In der Subcuticula bilden die Fasern eine Art von Plexus, wie HESSE näher beschrieben hat. Die Zahl der die einzelnen Papillen versorgenden Nerven ist verschieden. Viele Organe werden nur von einem Nerven, andere von zweien oder dreien versorgt. Mehr als drei kamen nicht zur Beobachtung. Eine Regelmässigkeit scheint darin nicht vorhanden zu sein, konnte jeden Falls nicht festgestellt werden. Die Doppelpapillen sind, wie schon HESSE

1) Auf die Vertheilung der Nerven im Hinterende soll nicht näher eingegangen werden, da eine Untersuchung darüber von anderer Seite im Druck ist.

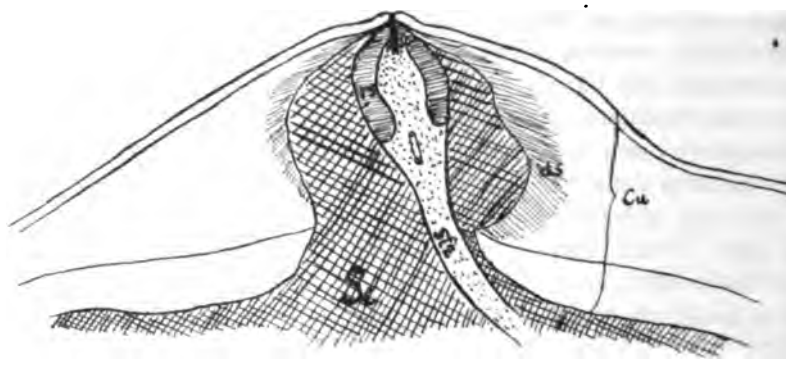
feststellte, nichts als zwei unter einer Cuticulawarze vereinigte einzelne Papillen.

Auch zu jeder Analpapille gehört eine Stützzelle, eine Geleitzelle fehlt jedoch. Die Stützzelle ist es hier ebenfalls, welche das scheinbar kolbig angeschwollene Ende des Nerven darstellt und welche allein die Papille bildet. Ihre Gestalt und Lage ist etwas verschieden, je nachdem die Papille vor oder hinter dem After liegt. Hinter dem After hat sie in ihrer ganzen Ausdehnung etwa den gleichen Durchmesser, den sie in der Papille hat. Sie verläuft ohne Biegung von der Papille direct in die Tiefe. Der Kern liegt nicht weit von der Papille entfernt, so dass es, falls Nervenfaser und Stützzelle nicht unterschieden werden, leicht den Anschein haben kann, als ob eine Ganglienzelle die Papille bilde. Vor dem After sind die Stützzellen durch die Musculatur gezwungen, in der Subcuticula zu verlaufen. Sie verschmälern sich demgemäss gleich unter der Papille beträchtlich und verlaufen dann mit dem Nerven lateral in der Subcuticula weiter, wo sie sich allmählich verlieren. Der Kern liegt im schmalen Theil der Zelle. Wenn durch Färbung oder durch zu grosse Schnittdicke Nerv und Stützzelle nicht von einander geschieden werden können, hat es natürlich den Anschein, als ob der Nerv in der Papille kolbig anschwillt.

B. Histologie.

Die Cuticula bildet über der Papille die bekannte, warzenförmige Erhebung, die hier besonders stark ist (Fig. 30) und in deren Mitte der Canal für den Durchtritt des Nerven auf einem von einer Furche umgebenen Vorsprung mündet. Die Cuticula ist hier viel stärker verdünnt als bei den andern Sinnesorganen, so dass die tief eintretende Papille mit ihrer Spitze nur noch von einem dünnen Häutchen überzogen ist. Die Form der Papille ist gewöhnlich die in Fig. 30 wiedergegebene. Während die Verschmälerung der Cuticula von der lateralen Seite aus allmählich erfolgt, geschieht es von der medialen aus ziemlich plötzlich. Die Schichten der Cuticula werden dabei einfach unterbrochen, ohne dass eine Structurveränderung wahrzunehmen ist. Die Spitze der Papille dringt dann als besonders abgesetzter Zapfen in die cuticulare Warze ein. Eine ganz andere Papillenform fand sich auf zwei Serien, einer Längs- und einer Querschnittserie, aber nur auf diesen beiden. Was dieser auffallende Unterschied bedeutet, vermag ich nicht anzugeben; vielleicht handelte es sich in diesen beiden Fällen um ältere Thiere. Die hier vorliegende Form ist in Fig. D

wiedergegeben. Die Verbindungsstelle von Papille und Subcuticula ist durch einen Vorsprung der Cuticula stark verengt. Dagegen zeigt die Papille besonders nach der lateralen Seite eine starke bauchige Erweiterung. Die zapfenförmige Spitze ist von der übrigen Papille gar nicht abgesetzt. Die homogene Schicht der Cuticula, die im Umkreis des Organs nicht nur nicht schwächer, sondern sogar breiter geworden ist, zeigt an der Grenze gegen die Papille eine Veränderung ihrer Structur. Sie erscheint in einer lateral breitern Zone dunkler gefärbt (Fig. D und Fig. 32 *ds*) und nicht mehr homogen, sondern fein schaumig.



D

Die Stützzelle zeigt in ihrem schmälern ventralen Theil eine längsfasrige Structur. Innerhalb der Papille, die sie grössten Theils, bisweilen auch ganz, bildet, differenzirt sie sich meist in mehrere Schichten (Fig. 31). Die fasrige Structur setzt sich nur auf die äusserste Begrenzungsschicht fort, während die Hauptmasse der Zelle einen locker schaumigen Bau annimmt (*rs*). Nur die das Ende des Nerven umhüllende Zone (*ms*) färbt sich dunkler und erscheint feinfasrig. (Fig. 31 ist *A. megalocephala* entnommen, deren Analpapillen sich nicht von denen der andern Form unterscheiden.) Der Kern der Stützzelle ist in keiner der Abbildungen mit dargestellt, da er weiter central liegt. Dem peripheren Ende der Stützzelle ist ein sich stets dunkel färbendes Röhrchen eingelagert, das die Cuticula durchsetzt und nach aussen mündet. Seinem färberischen Verhalten wie seiner Resistenz nach scheint es cuticularisirt zu sein (Fig. 30 u. 31 *ro*). Mit dem Nerven, der ja durch dasselbe hindurchtritt, hat es gar nichts zu thun, sondern stellt lediglich einen Theil oder ein Product der Stützzelle dar. An seinem Ende an der Aussenwelt erweitert es sich etwas

trichterförmig, während es in der Papille frei in der Stützzelle endet. Von hier aus ziehen bisweilen in seiner Fortsetzung stärker gefärbte Fasern dem Nerven entlang. In der in Fig. D wiedergegebenen Papille verhält sich die Stützzelle etwas anders. In dem kolbig erweiterten Ende erscheint eine äussere Zone dunkler und homogener, während die innere, den Nerven umgebende heller bleibt und sich direct in den schmalen centralen Theil der Zelle fortsetzt. Eine dünne Lage der äussern dunklen Zone umschliesst auch das Röhrchen. Ein entsprechendes Bild bietet auch der in Fig. 32 wiedergegebene Querschnitt einer Papille (Flächenschnitt der Cuticula); *ns* ist die dunkle Aussenschicht, *ms* die den Nerven umgebende helle Innenschicht.

Die Subcuticula nimmt an der Bildung der Papillen nur geringen, in Postanalpapillen (Fig. 31) sogar gar keinen Antheil. In Fig. 30 ist die Subcuticula nicht ausgeführt worden; man sieht, dass sie nur den kleinen, von der Stützzelle frei gelassenen Raum erfüllt. Innerhalb der Papille zeigt sie meist besonders starke, sich färbende Fibrillen, wie sie auch sonst die Subcuticula durchziehen, die sich an der Cuticula anheften. Auch in dem Querschnitt Fig. 32 sehen wir die schmale Zone der stark vacuolisirten Subcuticula (*sc*). In der Papille der Fig. D dagegen nimmt jene einen grossen Raum ein und bewirkt durch ihre Mächtigkeit die bauchige Auftreibung des Ganzen.

Der Sinnesapparat der Papille wird, wie schon erwähnt, von 1—3 Nervenfasern gebildet. Er zeichnet sich durch grosse Einfachheit aus. Fig. 31 stellt eine Postanalpapille von *A. megalocephala* dar, die nur von einer Nervenfaser versorgt wird. Der in der Stützzelle zur Papille gelangte Nerv verjüngt sich allmählich bis zu einer feinen Spitze. Am Beginn der Verjüngung färbt sich wieder eine Zone sehr stark, der chromatische Abschnitt (*chr*), der sich ohne weiteres mit dem der Lippenorgane homologisiren lässt. Von hier ab ist die centrale Neurofibrille nicht mehr zu verfolgen, indem die ganze Spitze sich dunkler färbt. Das spitze Ende der Faser tritt dann durch das Röhrchen hindurch an die Aussenwelt und ragt öfters ein wenig aus jenem hervor. An Präparaten, in denen dieses sich nicht so intensiv gefärbt hat, kann man das Ende des Nerven leicht gewunden hindurch verlaufen sehen. Sind mehrere Nervenfasern vorhanden (Fig. 30), so verlaufen sie getrennt in der Stützzelle bis zum Röhrchen. Die chromatischen Abschnitte liegen dicht neben einander. Die Vereinigung zu einem gemeinsamen Endspitzchen geschieht erst innerhalb

des Röhrchens. Die nahe Verwandtschaft dieser Organe mit den dorsalen Lateralorganen der Unterlippe liegt wohl auf der Hand.

Literatur. SCHNEIDER (13) war wieder der Erste, der die nervöse Natur der Analpapillen erkannte. Nach ihm werden sie von der subcutanen Schicht ausgefüllt, in die ein Nerv eintritt. Die Cuticula geht über der äussern Fläche der Papille in einer sehr dünnen Schicht weg, in ihrer Mitte scheint immer ein dünner Faden zu endigen, welcher bei Ansicht von der Fläche als ein Punkt inmitten der kreisförmigen Papillenbegrenzung erscheint. Es ist schwer zu sagen, ob SCHNEIDER damit das feine Röhrchen gemeint haben kann oder nur das zapfenförmige Ende der Papille. Deutlich beschrieben wurde das Röhrchen jeden Falls erst viel später. Nach BÜTSCHLI (3) ist die Pulpa der Papille das kolbig angeschwollene Ende der Nervenfaser, eine Art nervösen Endorgans. Er schliesst dies daraus, dass die Anschwellung sich meist ziemlich weit hinter die Papille fortsetzt und ganz allmählich in die Nervenfaser übergeht. Aeusserlich ist der Kolben von einem zarten Chitinhäutchen bedeckt. Jede Papille wird von einer Nervenfaser versorgt. Auch HESSE (6) gelang es nicht, tiefer in den Bau der Papillen einzudringen. Er sieht den Unterschied gegen die Lippenpapillen besonders darin, dass sie die Cuticula nicht völlig durchbrechen, sondern noch von einem dünnen Häutchen derselben überdeckt werden; die Nervenendigung spitzt sich nicht zu wie bei jenen, sondern nimmt eine ziemliche Breite an. Jede Papille wird von mehreren Nervenfasern, die einen gemeinsamen Verlauf haben, innervirt. Erst ROHDE (12) kam in seiner etwa gleichzeitig mit der letztern erschienenen Arbeit etwas weiter. Nach ihm verschmälern sich die Nervenfasern nach Eintritt in die Papille rasch und können dann nicht mehr unterschieden werden. An der Spitze der Papille werden sie dann wieder deutlich als dünnes, scharf von dem Subcuticulargewebe getrenntes Röhrchen, das aus einer dunklen, fasrigen Rinden- und einer hellern Axensubstanz besteht und sich an der Oberfläche der Cuticula zu einer kleinen Endplatte verbreitert. Er hält es auch für möglich, dass der Nerv sich in der Papille auflöst und das Röhrchen eine Neubildung darstellt. Das Ganze sucht er dann für seine Hyaloplasmatheorie zu verwerthen. Der Angabe von COBB (4) über *A. kükenthali* wurde bereits oben Erwähnung gethan und ihre wahrscheinliche Deutung gegeben. Schliesslich macht HAMANN (5) einige kurze Mittheilungen über Papillen von *Ascaris clavata*, *Strongylus*, *Acanthocheilus quadridentatus* und *Filaria uncinata*, bei denen ein Stiftchen von der Oberfläche in die Papille einragt.

IV. Schlussbemerkungen.

Es läge nahe, am Schluss dieser Untersuchungen vor allem die merkwürdigen Beziehungen zwischen sensiblen Nerven, Stütz- und Geleitzellen, deren Darstellung den breitesten Raum beanspruchten, zu erörtern. Ich möchte davon absehen und dies später im Zusammenhang mit einer Schilderung des Gesammtnervensystems thun. Hier seien zum Schluss nur noch ein paar Bemerkungen über die muthmaasslichen Functionen dieser Organe gestattet. Es bleibt ohne Zweifel eine interessante Thatsache, dass derartig stumpfsinnige Parasiten wie unsere Formen eine so grosse Zahl verschiedenartiger Sinnesorgane besitzen. Wo aber so abweichend von einander gebaute Organe vorliegen, dürfen wir doch wohl auch auf Verschiedenheit der Function schliessen. Man hat die Papillen der Nematoden immer als Tastorgane bezeichnet, nur Cobb wollte die Lippenpapillen als Geschmacksorgane betrachtet wissen. Für die Analpapillen des Männchens ist es ja durchaus plausibel, dass sie Tastorgane darstellen; der Berührungsreiz trifft dann hier direct das Nervenende. Dann dürfen wir wohl auch den ganz ähnlich gebauten dorsalen Lateralpapillen eine entsprechende Function zuerkennen, wozu sie besonders durch ihre Lage an der vordersten Spitze des Thieres befähigt werden. Was Cobb's Annahme von Geschmacksorganen betrifft, so lässt sich darüber weiter nichts sagen. Am merkwürdigsten bleiben sicher aber die unter der dicken Cuticula endenden Organe, von deren Function man sich gar keine Vorstellungen machen kann. Besonders die Halspapillen, die nicht einmal durch ihre Lage irgend eine Function nahe legen, bleiben mit ihrem merkwürdigen Bau ein Räthsel. Vielleicht wird es durch physiologische Versuche gelingen den Schleier davon zu lüften.

Heidelberg, im Juni 1902.

Literaturverzeichniss.

1) Apáthy, St., Ueber die Muskelfasern von Ascaris nebst Bemerkungen über die von Lumbricus und Hirudo, in: Z. wiss. Mikroskopie, V. 10, 1893.
2) Bastian, H. Ch., On the anatomy and physiology of the Nematoids, parasitic and free, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1866.
3) Bütschli, O., Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der Nematoden, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 10, 1874.
4) Cobb, N. A., Beiträge zur Anatomie und Ontogenie der Nematoden, in: Jena. Z. Naturw., V. 23, 1889.
5) Hamann, O., Die Nemathelminthen, 2. Heft, Jena 1895.
6) Hesse, R., Ueber das Nervensystem von Ascaris megalocephala, in: Z. wiss. Zool., V. 54, 1892.
7) Jägerskjöld, L. A., Weitere Beiträge zur Kenntniss der Nematoden, in: Svensk. Vetensk. Akad. Handl., V. 35, 1901.
8) Jammes, L., Recherches sur l'organisation et le développement des Nématodes, Thèse, Paris 1894.
9) Küchenmeister, F., Die in und an dem Körper des lebenden Menschen vorkommenden Parasiten, Leipzig 1855.
10) Leuckart, R., Die Parasiten des Menschen, 1. Aufl., 1863—76.
11) Meyer, Semi, Eine Eisenimprägnation der Neurofibrillen, in: Anat. Anz., V. 20, 1902.
12) Rohde, E., Muskel und Nerv. I. Ascaris, in: Zool. Beitr., V. 3, 1892.
13) Schneider, A., Monographie der Nematoden, Berlin 1866.
14) Toldt, C., Ueber den feinern Bau der Cuticula von Ascaris megalocephala Cloqu., in: Arb. zool. Inst. Wien, 1899.
15) Van Bömmel, A., Ueber Cuticularbildungen bei einigen Nematoden, in: Arb. zool. Inst. Würzburg, V. 10, 1894.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1—5.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

aks Arcadenzelle
bl Bauchlinie
chr chromatischer Abschnitt
Coel Cölom
Cu Cuticula
df dicke Nervenfaser der Submedianpapille
fi Fibrille
fsz Oberlippenfaserzelle
fszu Unterlippenfaserzelle
gls. ha Geleitzelle der Halspapille
gls. l Geleitzelle des lateralen Submedianorgans
gls. m Geleitzelle des medialen Submedialorgans.
gls. ve Geleitzelle des ventralen Lateralorgans
gw Mesodermgewebe um den Oesophagus
gz Ganglienzelle
kbz Kolbenzelle
Mu Muscularis
ne Nerv
ne. v ventraler Nerv des ventralen Lateralorgans
nf Neurofibrille
Nr Nervenring
nu Kern
Oes Oesophagus
Ol Oberlippe
Pap Papille
rl Rückenlinie
S Septum an der Lippenbasis
sc Subcuticula
sl Seitenlinie
stz Stützzelle
sts. do Stützzelle des dorsalen Lateralorgans
sts. ha Stützzelle der Halspapille
sts. l Stützzelle des lateralen Submedianorgans
sts. m Stützzelle des medialen Submedianorgans
sts. ve Stützzelle des ventralen Lateralorgans
ul Unterlippe.

Sämmtliche Figuren sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat entworfen und beziehen sich, wo nichts anderes bemerkt, auf *A. lumbricoides*. In den histologischen Bildern der Taff. 1—3 sind alle nervösen Theile gelb angegeben.

Tafel 1.

Fig. 1. Die Kolbenzelle. Der mittlere Theil ist nicht gezeichnet. *hlr* Hohlraum, *J* dunkle Inseln, *v* Vacuolen. Apochr. Imm. SEIBERT 2 mm, Oc. 0.

Fig. 1a. Feinere Structur der Kolbenzelle; die grob- und feinschaumige Schicht. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 12.

Fig. 2. Bau der Geleitzelle des ventralen Lateralorgans. *x* Beginn der Verbreiterung. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 6.

Fig. 3. Die Oberlippenfaserzelle in ihrem dem Oesophagus anliegenden Theil. Apochr. Imm. 2 mm, Oc. 0.

Fig. 4. Querschnitt durch die Stützzelle des dorsalen Lateralorgans innerhalb der Lippe. *ma* Markschicht, *ri* Rindenschicht, *1* noch von der Markschicht eingeschlossener Nerv, *2* Nerv aus der Markschicht austretend. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 8.

Fig. 5. Desgl. weiter hinten. *ma* Markschicht, *ri* Rindenschicht. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 8.

Fig. 6. Desgl. weiter hinten, dem Oesophagus anliegend, in der Seitenlinie verlaufend. Die Nerven neben der Stützzelle liegend. *ma* Markschicht, *ri* Rindenschicht, *slk* Seitenlinienkern. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 8.

Fig. 7. Querschnitt durch die Stützzelle des ventralen Lateralorgans in der Höhe des Kerns; Querschnitt durch die Stützzellen des lateralen und medialen Submedianorgans. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 6.

Fig. 8. Längsschnitt durch das den Kern enthaltende Ende der Stützzelle des dorsalen Lateralorgans neben dem Nervenring *Nr.* *ma* Markschicht, *ri* Rindenschicht. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 6.

Fig. 9. Der dorsalen Kolbenzelle der Unterlippe anliegende Gruppe der zum ventralen Lateralorgan gehörigen Gebilde im Querschnitt. Im Innern der Stützzelle und Unterlippenfaserzelle die beiden Nervenfasern des ventralen Lateralorgans. Kolbenzelle (*kbs*) nicht ausgeführt. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 6.

Fig. 10. Querschnitt einer Arcadenzelle auf der Höhe des Kerns. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 6.

Tafel 2.

Fig. 11. Längsschnitt durch eine Unterlippe auf der Höhe des dorsalen Lateralorgans zur Demonstration des Lobus impar (*Li*). SEIBERT, Obj. I, Oc. 1.

Fig. 12. Querschnitt durch die Zellorgane der Halspapille, nicht weit von der Cuticula entfernt. Die Geleitzelle umschliesst die Stützzelle vollständig. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 12.

Fig. 13. Desgl. auf der Höhe des Kerns der Geleitzelle, die der Stützzelle einseitig angelagert ist. Apochrom. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 12.

Fig. 14. Längsschnitt des kernhaltigen Theils der Stützzelle der Halspapille. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 6.

Fig. 15. Die Zellengruppe des ventralen Lateralorgans. Querschnitt hinter den Lippen. Die Kolbenzelle nicht ausgeführt. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 6.

Fig. 16. Die Zellengruppe der Submedianpapille. Querschnitt innerhalb der Lippe. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 6.

Fig. 17. Längsschnitt durch den Nervenring, um den Uebergang der Stützzelle des lateralen Submedianorgans in die Scheide des Nervenrings zu zeigen. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 6..

Fig. 18a—d. Querschnitte durch das dorsale Lateralorgan. a) Schnitt durch den Endapparat (*r* Röhrchen für den Nervenzapfen); b) der Nervenzapfen; c) die chromatischen Abschnitte; d) die getrennten Nerven innerhalb der Stützzelle. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 8.

Fig. 19. Längsschnitt durch das kernhaltige Ende der Stützzelle des medialen Submedianorgans. *q* schräg getroffene Stelle. Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 6.

Fig. 20a—f. Serie auf einander folgender Querschnitte durch das laterale Submedianorgan zur Demonstration des Verhältnisses von Stütz- und Geleitzelle zum Endapparat. Seibert, Obj. IV, Oc. 3.

Tafel 3.

Fig. 21. Die Halspapille im Längsschnitt. Die Schichten der Cuticula sind von aussen nach innen: *Grh* Grenzhäutchen, *aR* äussere Rindenschicht, *iR* innere Rindenschicht, *iR'* dunkler Theil der innern Rindenschicht, *Rgr* senkrechte Lamellen an den Ringgrenzen, *Pl* Netzwerk der Fibrillenschicht, *h. Sch* homogene Schicht, *Gf* die homogene Schicht durchsetzende Fäden, *Bsch* Bänderschicht, *fsch* die 3 Faserschichten, *bas* Basalschicht und Grenzmembran, *kn* Endknöpfchen der Neurofibrille, *pla* dunkelgefärbte Trichterplatte, *schn* erste Einschnürung des Nerven. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 6.

Fig. 22. *Ascaris megalocephala.* Das laterale Submedianorgan im Querschnitt. *ke* chromatischer Kegel, *lir* linsenförmiger Raum, *ra* durch das Aufhängeseptum abgegrenzter Raum, *rw* Ringwall der Cuticula, *sept* Aufhängeseptum. Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc.-8.

Fig. 23. Querschnitt der dicken Nervenfaser in der Lippe. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 8.

Fig. 24. Querschnitt durch eine Submedianpapille, das mediale Submedianorgan und den Canal des lateralen zeigend. *ek* enger Canaltheil, *rec* Receptaculum, *wk* weiter Canalabschnitt. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 12.

Fig. 25. Längsschnitt durch das dorsale Lateralorgan. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 8.

Fig. 26. Querschnitt durch das ventrale Lateralorgan. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 6.

Fig. 27. Querschnitt durch den Endapparat des lateralen Submedianorgans. *sk* weiter Canalabschnitt. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 8.

Fig. 28. Halbschematischer Längsschnitt durch die Seitenlinie mit Halspapille, aus mehreren Schnitten combinirt. *Pap* Papille. SEIBERT, Obj. IV, Oc. 0.

Fig. 29. Längsschnitt durch das laterale Submedianorgan. *ba* angeschwollener Theil des Nerven, *es* Einschnürung, *lir* linsenförmiger Raum. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 6.

Fig. 30. Querschnitt durch eine Analpapille mit drei Nervenfasern. *ro* Röhrchen der Stützzelle. Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 31. *Ascaris megalocephala*. Querschnitt einer Postanalpapille mit einer Nervenfaser. *ms* Markschicht der Stützzelle, *ro* Röhrchen, *rs* Rindenschicht der Stützzelle. Apochr. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 8.

Fig. 32. Flächenschnitt durch die Cuticula, eine Analpapille quer treffend. *ds* dunkel gefärbte Zone der homogenen Schicht, *ms* Markschicht, *rs* Rindenschicht der Stützzelle. Apochr. Imm. 2 mm, Comp.-Oc. 8.

Tafel 4.

Halbschematische Querschnitte durch das Vorderende von *Ascaris lumbricoides*, schematisch in so fern, als nur Contouren eingetragen wurden und keine Details; die Contouren sind mit dem Zeichenapparat gezeichnet bei etwa 50facher Vergrösserung. Fig. 36 und 38 sind aus mehreren Schnitten combinirt. In allen Figuren sind die Zellen des Lippengewebes blau, die Stütz- und Geleitzellen schwarz oder gelb, die Nerven roth angegeben.

Fig. 33. Querschnitt durch die Lippen ganz vorn. Der Schnitt ist etwas schräg geführt, so dass die Oberlippe weiter vorn getroffen ist als die Unterlippen.

Fig. 34. Querschnitt durch die Lippen hinter den Sinnesorganen.

Fig. 35. Querschnitt durch die Einschnürung zwischen Lippen und Hals, durch das Septum (*s*) gehend. Die zu den Sinnesorganen gehörigen Zellen regelmässig gruppenweise vertheilt.

Fig. 36. Querschnitt durch das Vorderende auf der Höhe der Kerne der grossen Zellen. Der Schnitt ist derart combinirt, dass in jeder Gruppe eine Zellart mit ihrem Kern dargestellt ist.

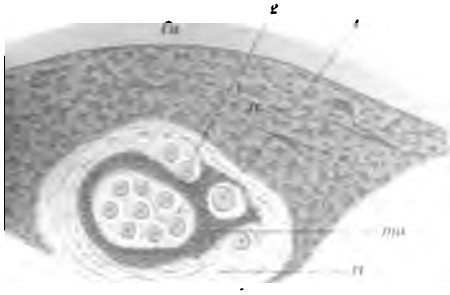
Fig. 37. Querschnitt kurz vor dem Nervenring; zeigt den Kern der *sts. do* und die Vertheilung der Nerven.

Fig. 38. Combinirter Querschnitt durch den Nervenring, der von vorn gesehen körperlich dargestellt ist, zur Demonstration der Scheide und ihrer Kerne. Die Scheide ist dorsal, ventral und lateral geöffnet, um die hier liegenden Ganglienzellen zu zeigen.

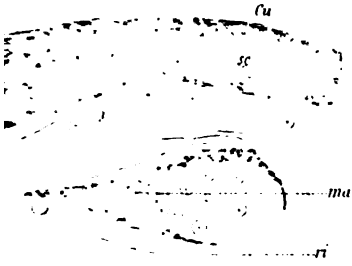
Tafel 5.

Fig. 39. Halbschematischer Frontalschnitt durch das Vorderende, durch die Oberlippe gelegt; nur die eine symmetrische Hälfte ist dargestellt; combinirt aus mehreren Schnitten. Es sind in den Schnitt alle zwischen den Linien *a* und *b* in Fig. 34 liegenden Theile eingetragen. Er demonstrirt die Lage der Kolbenzellen sowie die Topographie des lateralen Submedianorgans. Farben wie in den Querschnitten, ebenso die Vergrösserung.

Fig. 40. Desgl. Es sind alle zwischen den Linien *b* und *c* in Fig. 34 liegenden Theile eingetragen. Demonstrirt die Lage der Oberlippenfaserzelle und die Topographie des medialen Submedialorgans. In die Figur wurden die Arcadenzellen eingetragen, obwohl sie in Wirklichkeit vollständig medial liegen.

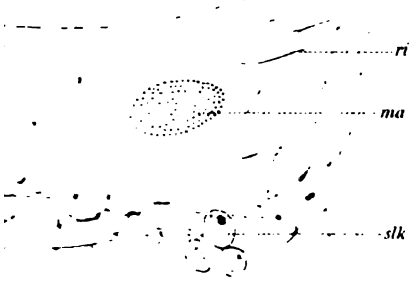

Cu
g
ma
ri

8

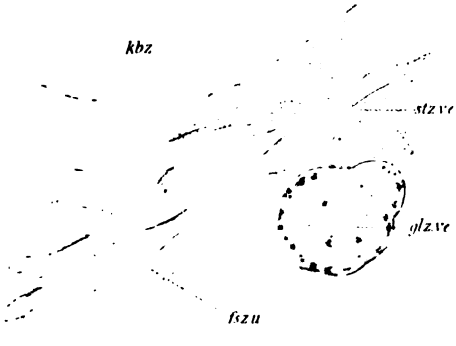

Cu
sg
ma
ri

szO
ma
gz
ri
Nr

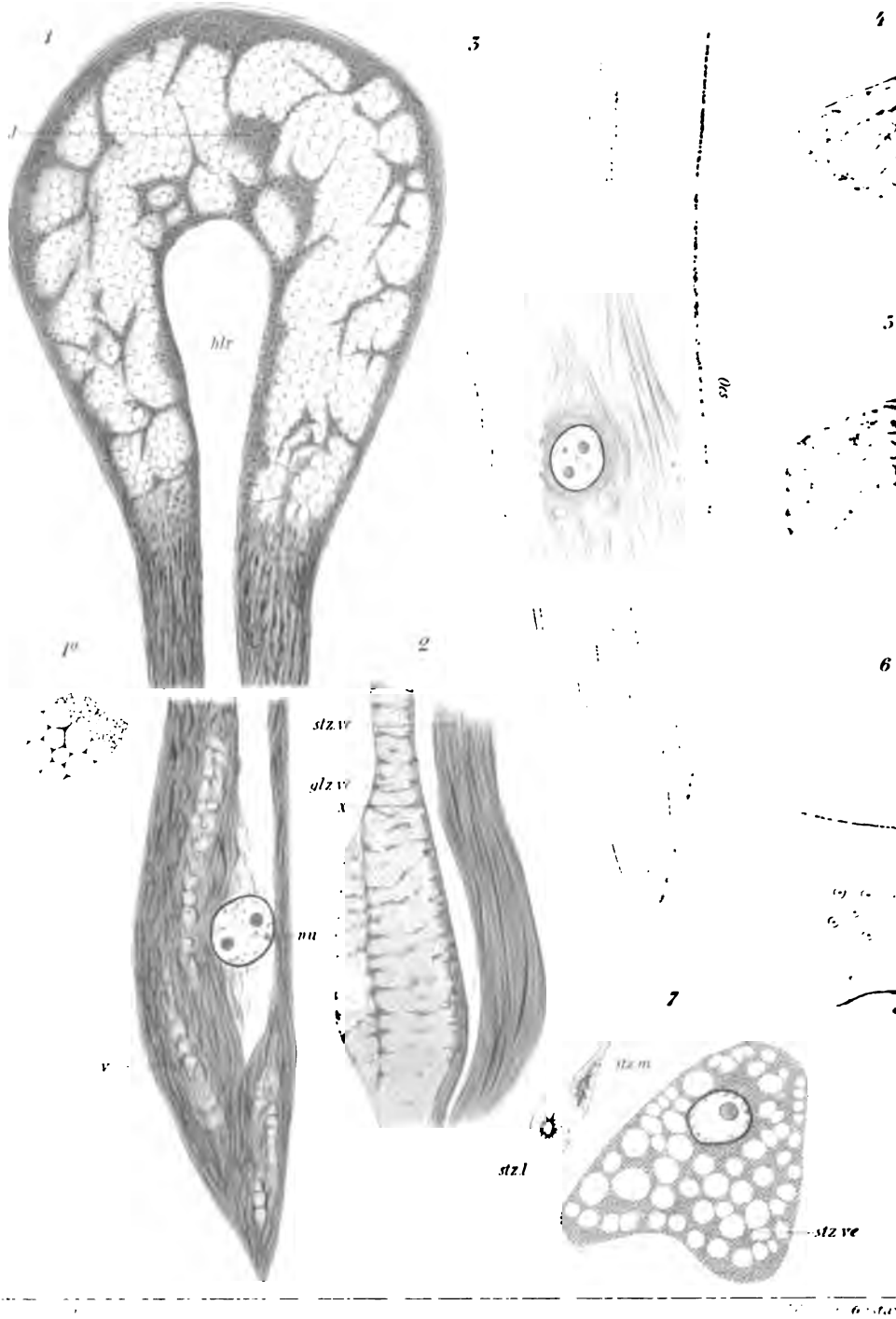
Oes


ri
ma
slk

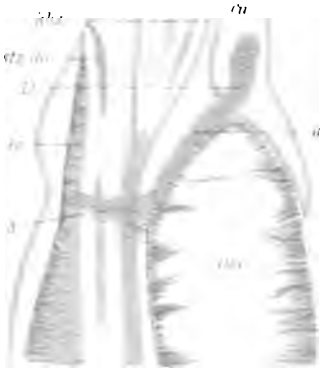
9


kbz
stz.ve
glz.ve
fszu

10

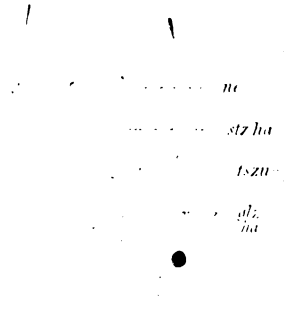

1
hlr
1a
2
stz.w
glz w
x
nu
v
3
sp
4
5
6
7
stz m
stz l
stz ve

11

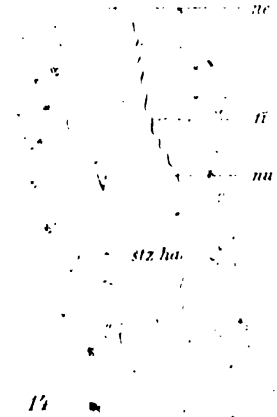


12

13



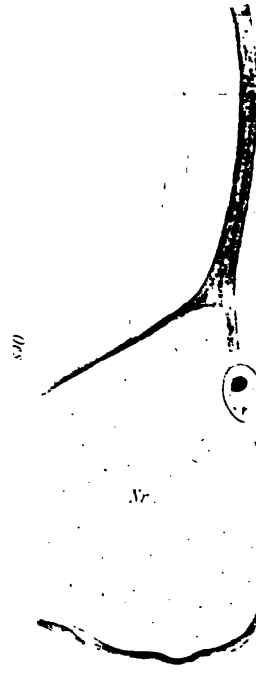
14



15

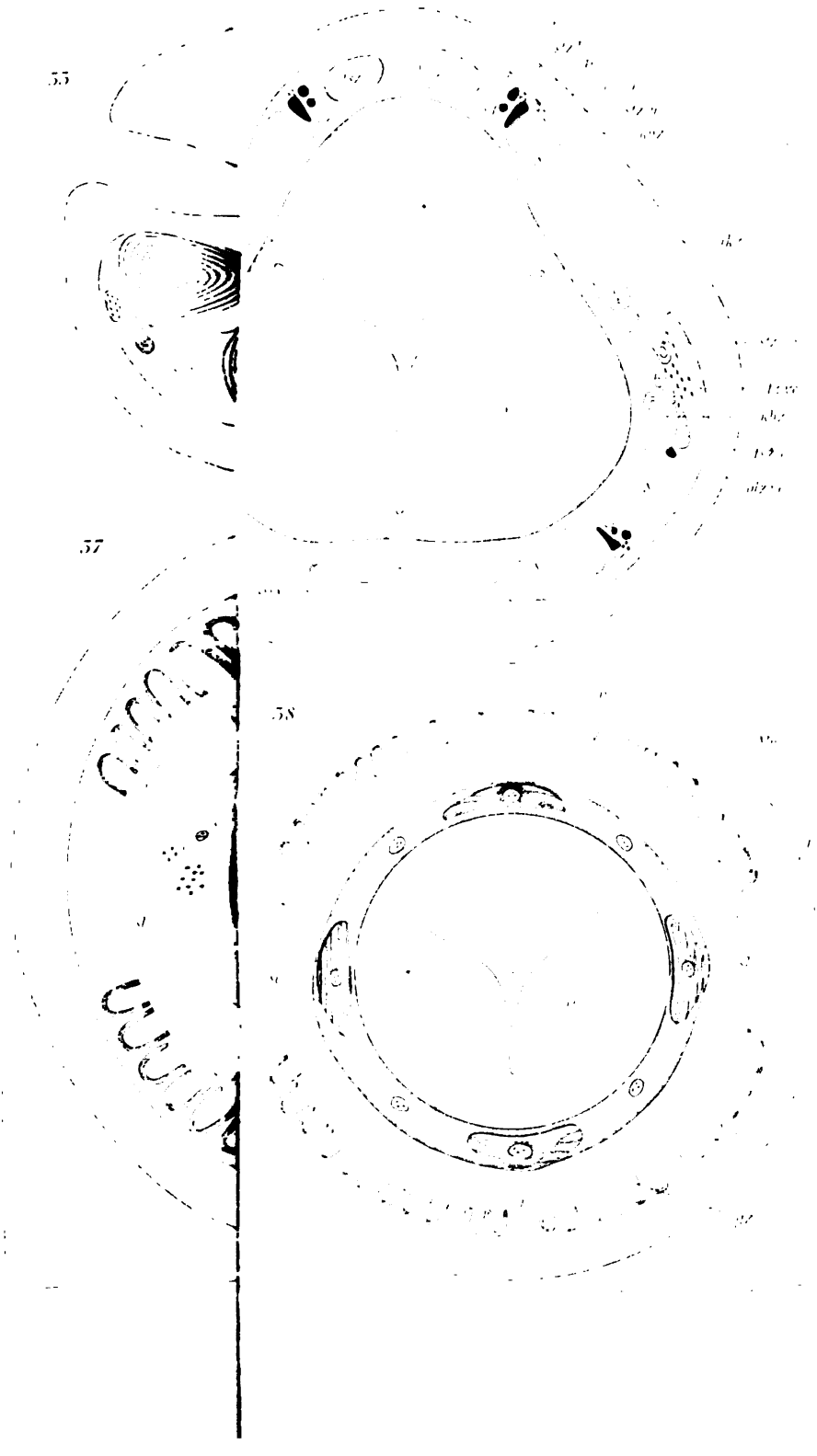
16

17

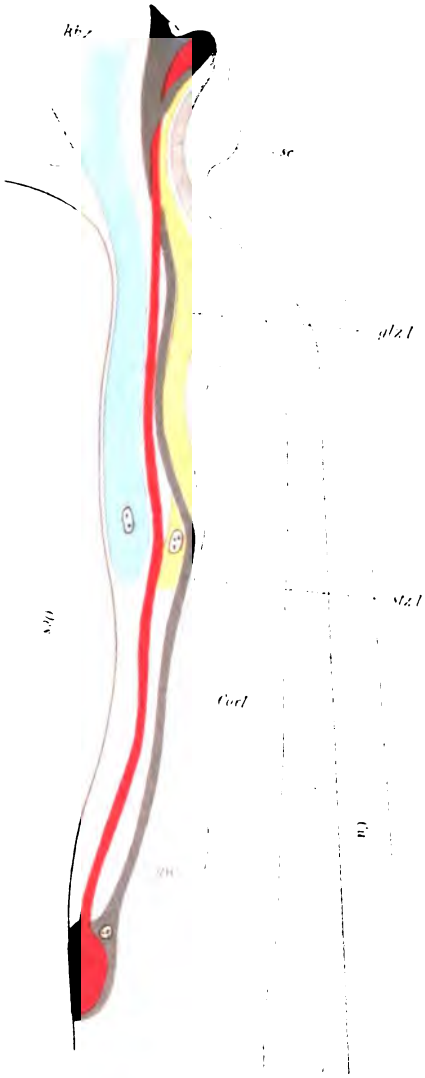


18a
Cu
18b
Cu
18c
Cu
18d
Cu
20a
stz.l
glz.l
Cu
20b
stz.l
glz.l
Cu
20c
stz.l
glz.l
Cu
20d
stz.l
glz.l
Cu
20e
stz.l
glz.l
Cu
20f
stz.l
glz.l
Cu
nu
q

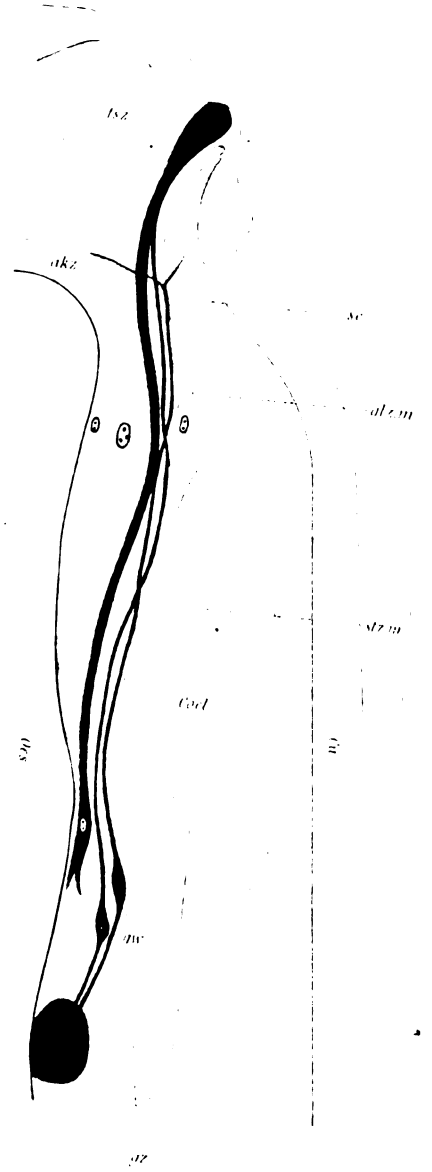
28
Cu
cl
oz
glz.ha
stz.ha
Pap
29
ro
cu
ms
rs
ha
31
ro
cu
chr
30
ro
chr
Cu
sc
32
ms
rs
sc
ds
Cu


55
57
58

39



40



Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Feldschmidt, K.
1906. Mitteilungen zur Histologie
von Ascaris.
9

Goldschmidt, R.
6

(Sonderabdruck aus dem »Zoologischen Anzeiger« Bd. XXIX. Nr. 24 vom 23. Februar 1906)

Mitteilungen zur Histologie von Ascaris.

Von Dr. Richard Goldschmidt.
(Aus dem Zool. Inst. in München.)
(Mit 13 Figuren.)

Im folgenden sollen einige Daten aus der Histologie von *Ascaris lumbricoides* gegeben werden, die im Verlauf anderweitiger Untersuchungen an diesem so interessanten Wurme zur Beobachtung kamen. Ihre gesonderte Veröffentlichung rechtfertigt sich dadurch, daß sie zum Teil einen weiteren Beleg für die überaus merkwürdigen und im Tierreich einzigartigen Gewebsverhältnisse dieses Nematoden liefern. Ich denke dabei an den Aufbau ganzer Organe aus einer oder einigen wenigen Zellen, die beim Wachstum des Tieres sich nicht teilen, sondern mitwachsen. Zum andern Teil sind sie bestimmt, den morphologischen und histologischen Aufbau einiger Organe, wie Exkretionsapparat und Körperlinien, zu klären, Organe, die trotz zahlloser Untersuchungen noch recht wenig verstanden sind. Es wird sich dabei zeigen, daß, je mehr wir in die Organisation der Nematoden eindringen, sie sich immer weiter von den Tiergruppen, in deren Nähe man sie zu stellen pflegt, entfernen.

I. Das Bindegewebe.

Als Bindegewebe bezeichnet man bei *Ascaris* eine Bildung, die sich vorwiegend zwischen den Markbeuteln der Muskeln findet, diese mitsamt ihren Innervierungsfortsätzen umhüllt und sich auch auf die äußere Darmwand erstreckt. In einem gewöhnlichen Schnitt durch *Ascaris* fällt dieses Gewebe sofort als ein charakteristisches Lamellensystem auf und ist als solches auch schon lange bekannt. Eine genauere histologische Darstellung haben meines Wissens aber nur Apáthy[1] und K. C. Schneider[2] gegeben[3]. Apáthy fand in Zupfpräparaten an der Oberfläche der Markbeutel eine feine, leicht zerreißbare Membran, die er Interstitialmembran nennt, um damit »ihre Lagebeziehungen zu den verschiedenen andern Bestandteilen der Körperwand zu bezeichnen, ohne irgendwie ihrer Natur oder ihrem Ursprunge, welchen ich vorläufig gar nicht kenne, zu präjudizieren.« Sie ist äußerst dünn, und wenn sie etwas dicker ist, in mehrere feine Lamellen gespalten. Auf ihr oder zwischen ihren Lamellen findet man dickere Fibrillen, die sich verästeln

[1] Apáthy, St., Über die Muskelfasern von *Ascaris* nebst Bemerkungen über die von *Lumbricus* und *Hirudo*. In: Zeitschr. wiss. Mikrosk. Vol. 10. 1893.

[2] Schneider, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. 1902.

[3] Looss erklärt in seiner Ankylostomamonographie (1905) die Lamellen für Niederschlagsmembranen.

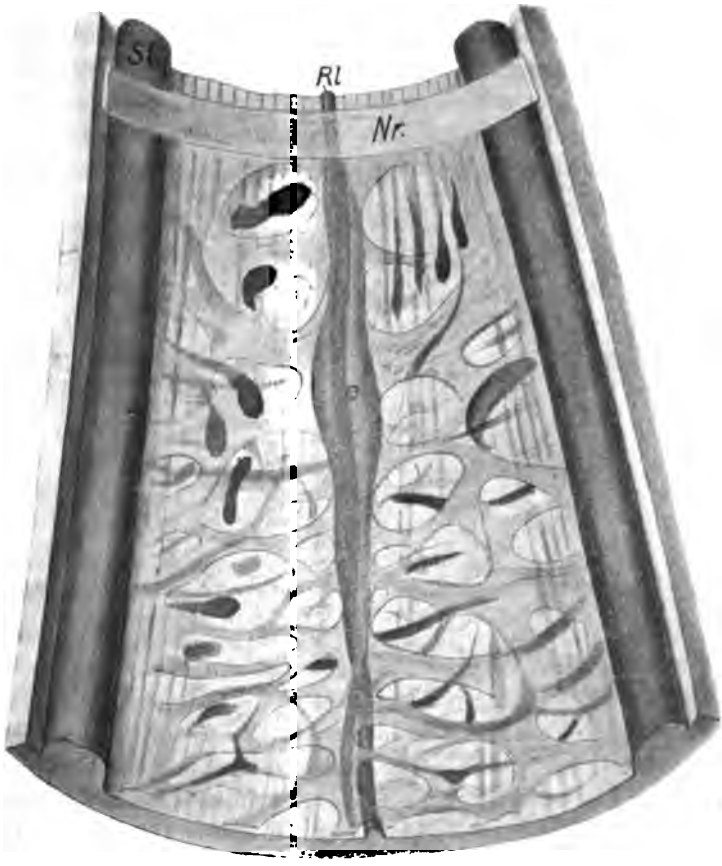
und das Licht doppelt brechen. Außerdem findet man noch eine andre Membran, die aus glashellen, stark lichtbrechenden Fibrillen zusammengesetzt ist, welche, flächenhaft nebeneinander gelagert, zu Platten verschmelzen und so eine gefensterte Haut herstellen, die Apáthy für eine Muskelmembran oder wenigstens für gewesene Muskeln hält und Interstitialmuskel benennt. Von diesen befinden sich einzelne Bänder oder Fibrillen überall zwischen den Lamellen der Interstitialmembran, welche sämtliche Eingeweide und Markbeutel überzieht. Hier und da finden sich mit Hämatoxylin stark färbbare Körper, die vielleicht Reste von Kernen darstellen. Nach K. C. Schneider entbehrt das Bindegewebe von *Ascaris* völlig der Kerne. Der Zwischenraum zwischen Muskelzellen, Darm und Epidermis ist durchsetzt von dünnen Bindegewebslamellen, die sich bei van Giesonfärbung schwach röten. Zwischen den Muskelfasern ist die Substanz fein faserig-filzig ohne jegliches Protoplasma und geht auf den Markbeuteln in das Lamellensystem über. Die Lamellen selbst bilden ein weitmaschiges Wabenwerk, in dessen Wänden krümelige Gerinnsel liegen, die Schneider als Plasmareste der Bildungszellen auffaßt. In ihm findet man zerstreut kleine Bläschen mit einseitig verdickten Wänden in verschiedenen Größen, die Zerfallserscheinungen zeigen, aber wohl nicht mit Kernen zusammenhängen.

Mir selbst ist dieses Isolationsgewebe, wie ich es aus später zu erörternden Gründen nennen will, ebenfalls schon lange in seinen charakteristischen Eigenschaften bekannt, ohne daß ich, wie auch die früheren Forscher, über seine histologische Natur Klarheit bekommen konnte. Diese ward mir erst, als ich zum Zweck andrer Studien zahlreiche Flächenpräparate des *Ascaris*-Körpers herstellte, und zwar in einer Weise, die der eigenartigen Gewebebildung dieses Wurms wieder eine neue Merkwürdigkeit zufügt. Das Isolationsgewebe des ganzen Körpers, mit Ausnahme eines kleinen, sich gesondert verhaltenden Abschnittes, wird nämlich von den Ausläufern einiger weniger Zellen gebildet, unter denen eine, die vorderste, besonders hervorragt. Bekanntlich senden die Muskelzellen der Nematoden Innervierungsfortsätze zu den Längsnerven des Körpers. Eine Ausnahme machen nur die Muskelzellen des äußersten Vorderendes, die direkt von dem Nervenring aus innerviert werden. Für diese Muskeln wird das sie umhüllende Isolationsgewebe von besonderen kleineren Zellen gebildet, wie wir sehen werden, für den ganzen übrigen Körper aber liefert es vorwiegend eine Zelle, deren Schilderung wir uns jetzt zuwenden[4].

[4] Möglicherweise ist diese Zelle, die natürlich mit den »büschelförmigen Zellen« nicht verwechselt werden kann, schon früher beobachtet worden. Spengel (Zool. Anz. 1897) gibt an, daß er jene letzteren Zellen auch in dorsaler Lage fand, und bezieht deshalb eine Angabe von Linstow (Arch. mikr. Anat. 44. 1895) über

Betrachten wir ein Flächenpräparat des Vorderendes von *Ascaris*, und zwar die dorsale Hälfte von innen, wie es in Fig. 1 dargestellt ist, so erkennen wir vorn die Hälfte des ausgebreiteten Nervenringes (*Nr*), rechts und links die beiden Seitenlinien (*Sl*) und in der Mitte von vorn nach hinten ziehend die schmale Rückenlinie (*Rl*). Diese Teile, wie die

Fig. 1.



dicht nebeneinander gelagerten Längsmuskeln sind in der Figur nur angedeutet. Wir sehen nun der Rückenlinie aufliegend einen langen

Ascaris osculata auf eine solche. Linstow fand dort dorsal über dem Oesophagus einen Körper, den er als Ganglion deutet. Er entspringt vom Nervenring und schickt massenhaft Nerven zur Körpermuskulatur und zum Oesophagus. Nach der Abbildung Linstows halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß das »Ganglion« keinen büschelförmigen Körper, sondern die Bindegewebszelle repräsentiert. Nachträglich finde ich, daß auch Jägerskiöld in einer Anmerkung diese Zelle als bindegewebig oder muskulös bezeichnet.

spindelförmigen Körper, der etwa mit der doppelten Breite der Rückenlinie dicht hinter dem Nervenring beginnt, weiter rückwärts auf das Doppelte seiner Breite anschwillt, dann wieder abnimmt und schließlich in einen dünnen cylindrischen Strang ausläuft. Durch den Besitz eines deutlichen, bläschenförmigen Kernes dokumentiert sich der Körper als eine große Zelle. Von diesem eigentlichen, gewölbt vorspringenden Zellleib gehen nun nach rechts und links membranöse Fortsätze aus, die durch fensterartige Löcher unterbrochen sind und außen (in der Zeichnung also unten) wie lateral in das charakteristische filzig-membranöse Isolationsgewebe übergehen, von dessen komplizierter Verzweigung und Ausbreitung die Figur nur einen schwachen Begriff gibt. Weiter hinten entspringen vom Zellleib nicht mehr die breiten Membranen, sondern direkt das aus schmalen Strängen bestehende Filzwerk, wie deutlich

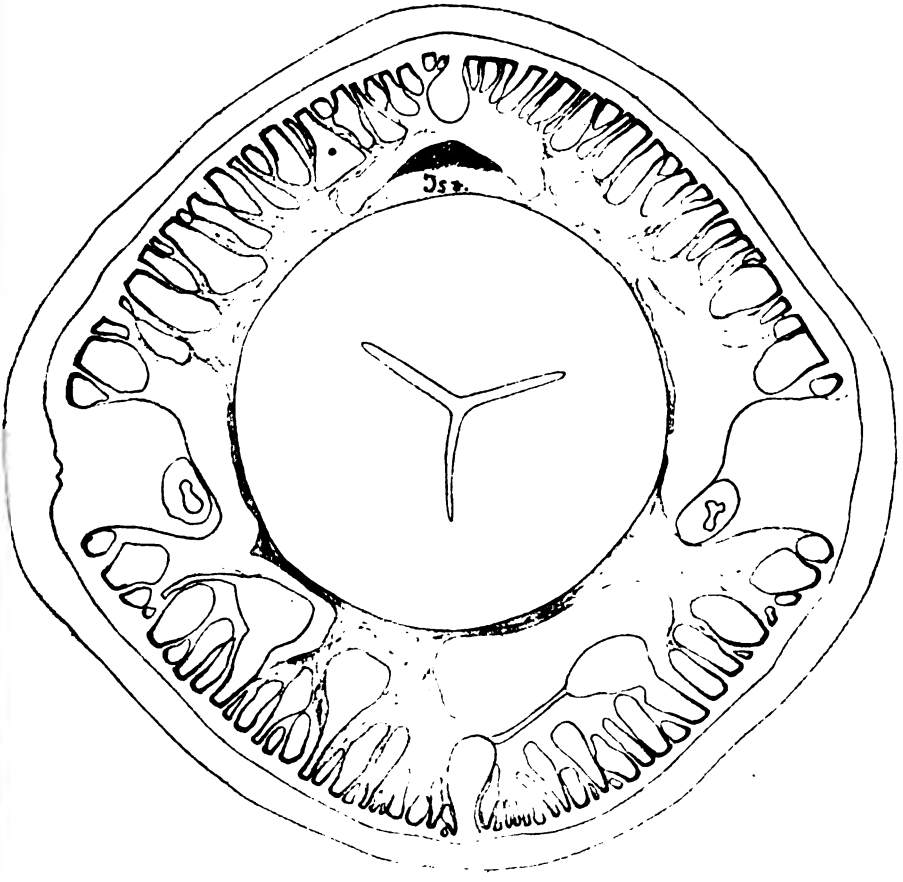
Fig. 2.

aus der bei stärkerer Vergrößerung gezeichneten Fig. 2, einem Stück des hintersten fadenförmigen Teiles der Zelle, hervorgeht. Man erkennt hier auch das den Fäden anlagernde »Sark« Schneiders, das aber nur Gerinnsel der stark eiweißhaltigen Leibesflüssigkeit darstellt; ferner auch die den Fäden ansitzenden Kügelchen, über die ich ebensowenig wie Schneider etwas angeben kann, außer daß es sicher keine Kerne oder Reste von solchen sind. In dieses Lamellensystem geht schließlich auch das hintere Ende des eigentlichen Zellkörpers über, und so erstreckt es sich durch den ganzen Körper hindurch, alle Muskelzellen und deren Fortsätze einhüllend.

In Fig. 1 konnten wir nur die Verästelungen der Zelle in der dorsalen Körperhälfte erkennen, ihr Verhalten zu der ventralen Hälfte läßt sich nur auf Schnitten studieren, weil bei jener Präparation die betreffenden Teile an dem Oesophagus haften bleiben. Auch der dorsale Zellkörper selbst tut dies öfters, so daß günstige Flächenpräparate nicht

oft gelingen. In Fig. 3 ist ein Querschnitt durch *Ascaris lumbricoides* abgebildet, der die Zelle in der Höhe ihres Kernes durchschnitten zeigt. Wir sehen zunächst, daß die Zelle (*Ist*) eher der Rückenwand des Oesophagus aufliegt und einen dorsalen dunkleren Abschnitt, der den Kern enthält, von einem ventralen helleren (Hämatoxylinfärbung) unterscheiden läßt. Der dorsale Teil entspricht dem, was wir im Totalpräparat als eigentlichen Zellkörper bezeichnet haben und besteht aus

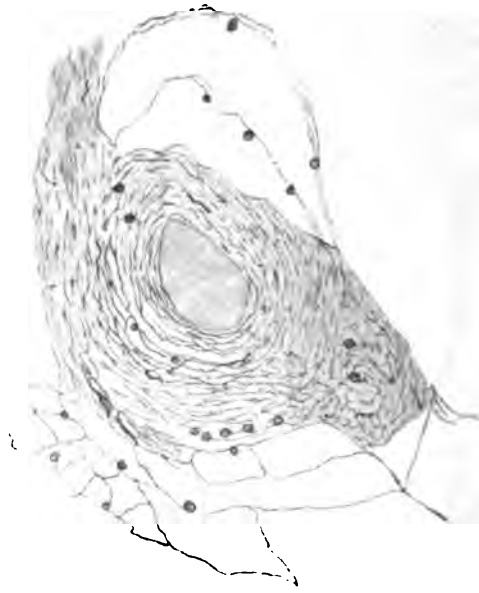
Fig. 3.



einem dichten, sehr körnerreichen Protoplasma. Der darin liegende bläschenförmige Kern ist etwa doppelt so groß als ein Muskelkern und enthält einige chromatische Binnenkörper. Es ist bemerkenswert, daß der Kern dieser Riesenzelle relativ sehr klein ist, besonders wenn man damit die ungeheuern Kerne des Excretionskanals, der büschelförmigen Zellen oder der Enddarmdrüsenzellen vergleicht. Es dürfte dies wohl damit zusammenhängen, daß der plasmatische Zellleib relativ kleiner ist

im Verhältnis zum Zellprodukt, also dem den ganzen Vorderkörper erfüllenden Lamellensystem. Dieses letztere geht aus von dem ventralen Teil der Zelle, der dem Oesophagus dicht anliegt und seine Lamellen teils direkt zu der benachbarten Muskulatur schickt, teils Fortsätze entsendet, die den Oesophagus umgreifen und dann ventral in gleicher Weise das Isolationsgewebe liefern. Diese Art der Bildung des Zellproduktes, also ein peripheres Ablösen von wohl erhärtenden faserigen Lamellen von dem eigentlichen Zellkörper ist bei *Ascaris* etwas sehr Häufiges. Ich habe es schon früher für die merkwürdigen Stützzellen der Sinnesnerven beschrieben[5] und finde es in noch typischerer Weise bei der Glia wieder, über die ich auch schon ein paar kurze Notizen mitgeteilt habe[6]. Ich werde darauf demnächst an anderm Orte ausführlich zurückkommen und bemerke deshalb nur, daß dies der Grund für die

Fig. 4.



Bezeichnung Isolationsgewebe ist. In welcher Weise die Lamellen, oder richtiger gesagt das System geschichteter Waben um die Muskelfortsätze angeordnet ist, erkennt man aus Fig. 4, die den Querschnitt eines solchen bei starker Vergrößerung zeigt. Man sieht die konzentrische Schichtung dieses spinnwebartigen Gewebes nebst den darin eingelagerten Fibrillen und Kügelchen, und sieht es in einiger Entfernung von dem Muskelfortsatz in ein großblasiges Gewebe übergehen, das die Lücken zwischen den verschiedenen Organen, die »Leibeshöhle«, erfüllt.

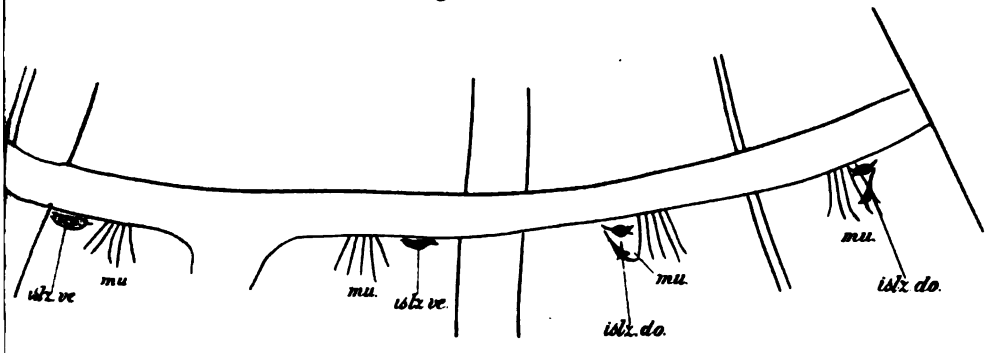
[5] Goldschmidt, R., Histologische Unters. an Nematoden I. Zool. Jahrb. (Anat.) Vol. 18. 1903.

[6] Goldschmidt, R., Über die sog. radiärgestreiften Ganglienzellen von *Ascaris*. In: Biol. Centralbl. Vol. 24. 1904.

Anfänglich glaubte ich, daß diese Zelle die einzige Bindegewebszelle des ganzen Körpers sei, was ja bei *Ascaris* nicht verwunderlich wäre. Tatsächlich bildet sie auch dieses Gewebe für den ganzen Vorderkörper von dem Nervenring bis etwa zum 1. Viertel des Mitteldarmes. Dahinter finden sich aber noch einige wenige solcher Zellen, allerdings mit völlig reduziertem Zellleib, so daß der Kern nur in einer kleinen plasmatischen Insel des Lamellensystems zwischen Darm und Muskelbeuteln liegt. Ihre Zahl kann ich nicht genau angeben, weil im Flächenpräparat die Kerne wegen der dichtgedrängten Muskelbeutel nicht nachzuweisen sind. Auf Schnitten findet man aber auch bei großen Serien so selten einen Kern, daß es sicher nicht mehr als einige wenige sein werden.

Wie gesagt, wird das Isolationsgewebe, das die vordersten, direkt vom Nervenring innervierten Muskelzellen umhüllt, von besonderen kleineren Zellen produziert. Entsprechend der Anordnung der Inner-

Fig. 5



vierungsfortsätze, die in vier sublinealen Gruppen (zwischen je 2 Körperlinien) inserieren (Fig. 5 *mu*), finden sich auch vier solcher Zellgruppen, und zwar bestehen sie dorsal je aus zwei, ventral je aus einer Zelle. Sie liegen sämtlich dem Hinterrand des Nervenringes dicht an, wie es in Fig. 5 nach einem Flächenpräparat skizziert ist (es ist nur der eigentliche Zellkörper gezeichnet). Die dorsalen Zellen (*islz.do*) liegen genau zwischen Rücken- und Seitenlinie, an der Stelle, an der vom Nervenring die Submediannerven nach den Lippen gehen. Die ventralen Isolationszellen (*islz.ve*) liegen dagegen den beiden Seitenlinien sehr genähert. In Fig. 6 sind die dorsalen Zellen in ihrem typischen Aussehen bei stärkerer Vergrößerung wiedergegeben. Sie finden sich stets in der dort gezeichneten Weise mit zwei unipolaren Ganglienzellen (*gz*) vergesellschaftet. Die eine Zelle *a* ist langfaserig und verästelt sich an ihrem hinteren Ende in das von ihr ausgehende Isolationsgewebe, das nicht mitgezeichnet ist. Die andre, *b*, besitzt einen großen, birnförmigen Zell-

körper, der ebenfalls einige faserige Fortsätze entsenden kann und ist stets durch ein dichtes körniges Ectoplasma charakterisiert, das sich scharf von dem den Kern enthaltenden Endoplasma absetzt. Die ventralen Zellen sind in der Richtung des Nervenringes spindelförmig gestreckt und zeigen auf Schnitten besonders schön, wie das Plasma peripher die konzentrischen Lamellensysteme abscheidet, die dann die Muskeln einhüllen. Wie Fig. 7 bei stärkerer Vergrößerung zeigt, ist hier das spinnwebartige Aussehen noch schöner zu sehen, ebenso der Aufbau aus Wabenreihen.

II. Der Excretionsapparat und die Körperlinien.

Über den Excretionsapparat von *Ascaris* scheint völlige Klarheit zu herrschen. Seit A. Schneiders grundlegender Schilderung kennt man die beiden in den Seitenlinien verlaufenden, hinten blind endigen-

Fig. 6.

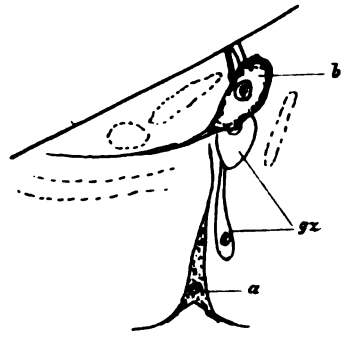


Fig. 7.

den Gefäße, die sich hinter dem Nervenring im Bogen vereinigen und mit einem kurzen unpaaren Kanal in der ventralen Mittellinie münden. Das ganze Organ wird von einer einzigen riesigen Zelle gebildet, deren Kern in der linken Seitenlinie liegt. Die Einlagerung in die Seitenlinie ist, wie Bütschli[7] zuerst betonte, rein zufällig, während Leuckart[8] letzteren eine excretorische Funktion zuschrieb. Jägerskiöld[9] ist dagegen Bütschlis Ansicht, da die Seitenlinien völlig gleich auf beiden Seiten ausgebildet sind, auch wenn nur ein unpaares Excretionsgefäß vorhanden ist; und dieser Ansicht schloß sich auch Cobb[10] auf Grund

[7] Bütschli, O., Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Nematoden. In: Arch. mikr. An. Vol. 10. 1874.

[8] Leuckart, R., Die Parasiten des Menschen. I. Aufl. 1863—1876.

[9] Jägerskiöld, L., Beiträge zur Kenntnis der Nematoden. In: Zool. Jahrb. (An.) Vol. 7. 1894.

[10] Cobb, N. A., *Oxyuris*-larvae hatched in the human stomach etc. Proc. Linn. Soc. N.-S. Wales Vol. 5. 1871.

entwicklungsgeschichtlicher Befunde an. Erst neuerdings haben einige russische Forscher versucht, experimentell der Frage näher zu treten. Metalnikoff[11] machte Injektionsversuche mit karminsaurem Ammoniak (in die Leibeshöhle), die aber meist kein positives Resultat ergaben, wie er glaubte, weil die Tiere zu früh starben. Nur in 2 Fällen fand er nach der Injektion in den Wänden der Seitenkanäle kleine Vacuolen mit Karminkörnchen, und zwar vorwiegend an deren peripherer Seite. Ebenso aber fanden sie sich in den angrenzenden Partien des Seitenfeldes, woraus zu schließen ist, daß dies sich an der Excretion beteiligt. Nassonow[12], der diese Versuche wiederholte, konnte keine Aufnahme des Karmins beobachten und hält Metalnikoffs positive Ergebnisse für zufällige. Wenn er dagegen Froschblut injizierte, fand er in der Nähe der Seitengefäße im Seitenliniengewebe eine stark lichtbrechende Materie, die in der Richtung der Gefäße wanderte. Schließlich fand sie sich in den Gefäßen selbst. Ihre Lage war nie in der Cölomseite der Gefäßwand. Deshalb schließt sich Nassonow in bezug auf die Bedeutung der Seitenlinie Metalnikoff an. In größerem Maßstab hat schließlich Golowin[13] die Versuche angestellt[14]. Er fand, daß, solange die Tiere leben, keine Farbe in die Seitenkanäle gelangt, und zwar deshalb, weil die Farbe entweder ungelöst in der Leibeshöhle verbleibt, oder aber in ihre Leukobase umgewandelt wird und nicht nachweisbar ist. Er benutzt deshalb zur Injektion triphenylpararosanilintrisulfosaures Dimethyldiamidotoluphenacin, das sich in der Leibeshöhle in Neutralrot resp. Toluylenrot und triphenylpararosanilintrisulfosaure Salze zerlegt. Innerhalb 24 Stunden kann man dann die Ausscheidung einer gefärbten Flüssigkeit feststellen, ihre Quantität kolorimetrisch bestimmen und durch eine sinnreiche Einrichtung auch nachweisen, daß die Ausscheidung durch den Porus excretorius geschieht. Es geht also aus diesen Versuchen hervor, daß die Seitenkanäle jedenfalls durch Vermittlung der Seitenlinie die Ausscheidung besorgen.

Es sind nun die Seitenlinien in ihrem morphologischen Aufbau noch gar nicht richtig erkannt, und auch die Schilderung der Seitenkanäle ist lückenhaft. So ist es möglich, daß die in den Seitenlinien liegende excretorische Drüse bisher von deren eigentlichem Gewebe gar nicht geschieden wurde. Ich beginne mit einer Darstellung der aus-

[11] Metalnikoff, S., Über die Exkretionsorgane von *Asc. megaloceph.* Abhdlg. k. Akad. Vol.. 7. 1897 (russisch).

[12] Nassonow, N., Über die Anatomie und Biologie der Nematoden. Warschau 1898 (russisch).

[13] Golowin, E., Beobachtungen an Nematoden. Mitt. d. Univ. Kasan 1902 (russisch).

[14] Ich verdanke den Einblick in diese russisch geschriebenen Abhandlungen Herrn cand. zool. Issakowitsch, dem ich auch hier meinen besten Dank ausspreche.

führenden Gänge des Excretionsorgans, der sog. Seitenkanäle. Wegen ihres Verlaufes, ihrer Lage in den Seitenlinien, des Baues ihrer gemeinsamen Ausmündung siehe die Schilderungen von A. Schneider, Leuckart, Jägerskiöld, Hamann[15], K. C. Schneider, Golowin. Alle stimmen darin überein, daß der ganze Apparat von einer einzigen Zelle gebildet wird, deren riesiger Kern an seinem linken Schenkel kurz hinter der arkadenförmigen Umbiegung liegt. Im Umkreis des Kernes löst sich der Kanal in einige kleinere Kanälchen auf, die sich dann vor dem Kern wieder sammeln. Nur Golowin fügt dem noch einige Details über den unpaaren Endkanal und die Entwicklung des Ganzen hinzu. An der Vereinigungsstelle der beiden Kanäle liegt ein Auswuchs aus vacuolisiertem Plasma, in dem sich chromatische Partikelchen finden. Der unpaare Ausführkanal wird in der Entwicklung selbständig als Einstülpung der äußeren Körpercuticula gebildet, die mit der frei in der Leibeshöhle liegenden hufeisenförmigen Excretionszelle verwächst. Dementsprechend ist jener Kanal auch im ausgewachsenen Tier von einer Fortsetzung der Cuticula ausgekleidet. Die arkadenförmige Vereinigung der beiden Seitenkanäle liegt in einer Gewebsbrücke, die von einem Fortsatz der Seitenlinien gebildet wird. Eine sehr eingehende Schilderung gibt schließlich Looss[16] in seiner vortrefflichen Ankylostomamonographie, aus der als für die Verhältnisse bei *Ascaris* von Interesse, die Bildung der Gewebsbrücke aus drei typischen Zellen erwähnt sei.

Meine eignen Befunde sind in Fig. 8 nach einem gelungenen Flächenpräparat des Vorderendes, ventrale Hälfte, wiedergegeben. Nicht zum Excretionsapparat gehörige Teile sind nicht mit eingezeichnet, so vor allem nicht das Bauchganglion, das über dem unpaaren Kanal liegt. Zunächst sieht man, daß der Kanal selbst (hell in der Figur) sich vorn etwas komplizierter verhält als bisher angegeben wurde. Zwischen dem Kern des Excretionsgefäßes (*Nu 3*) und der arkadenförmigen Umbiegung nach der Medialseite werden die beiden Seitenlinien durch eine Brücke verbunden, deren Form am besten aus der Figur zu ersehen ist, und die, wie Schnitte zeigen, dem Oesophagus dicht anliegt. In dieser Gewebsbrücke, die keine Kerne enthält, verlaufen zwei größere Kanäle, die den rechten und linken Seitenkanal miteinander verbinden. Sie entspringen aus einem größeren Kanal, der sich aus der sozusagen kapillaren Auflösung um den Kern[17] sammelt. Aus diesen Kanälchen

[15] Hamann, O., Die Nemathelminthen. 2. Heft Jena 1895.

[16] Looss, A., The anatomy and life-history of *Anchylostoma duodenale* Dub. In: Rec. Egyp. l. Med. Vol. III. 1905.

[17] Diese Stelle ist etwas schematisiert, weil die feinen Kanälchen bei der gewählten schwachen Vergrößerung nicht wiederzugeben sind.

sammeln sich zwei weitere Röhren, von denen die mittlere sich direkt in das arkadenförmige Hauptgefäß fortsetzt, die vordere erst in dieses mündet, nachdem sie einen hornförmigen blinden Fortsatz nach vorn abgegeben. Dieser Fortsatz ist deshalb von Interesse, weil er als Rudiment eines nach dem Kopf ziehenden Kanals aufgefaßt werden kann, wie er sich (nach Golowin) bei *Sclerostoma armatum* Dies.,

Fig. 8.

Strongylus auricularis Zed., *St. bialatus* Mol., *Oesophagostoma inflatum* Raill., *Ankylostoma duodenale* Dub., *Cucullanus elegans* Zed. findet. Es fällt uns nun weiter auf, daß an der Stelle, wo sich die beiden Arkadenbogenhälften vereinigen, in dem membranartig ausgespannten Gewebe, dem die Kanäle wie auch das Bauchganglion eingelagert sind, ein großer, bläschenförmiger Kern liegt, der ein wenig größer ist als ein

Muskelzellkern (*Nu* 1). Schnitte zeigen, daß dieser Kern nicht in der Wand der Kanäle liegt, sondern dem Gewebe der Brücke angehört, die also wieder von einer einzigen riesigen Zelle gebildet wird. Ferner sehen wir nun auch in der Wand des unpaaren Endkanals einen Kern liegen, und dieser gehört, wie die Schnitte lehren, tatsächlich der Kanalwand an (*Nu* 2). Der unpaare Endabschnitt repräsentiert also ebenfalls eine einzelne Zelle, die wir als eine Epidermiszelle betrachten müssen, da nach Golowin der Kanal sich ja von außen einstülpt und erst sekundär mit dem hufeisenförmigen Excretionskanal verwächst.

Mir erschien es nun immer merkwürdig, daß diese Kanäle das eigentliche Excretionsorgan darstellen sollten. Das die Wand der

Fig. 9.

Kanäle bildende Plasma ähnelt so gar nicht dem produktiven Drüsenplasma andrer excretorischer Zellen. Es ist dies schwer in richtige Worte zu fassen, aber jeder Histologe wird mir bei Betrachtung dieses glasigen Wandbelages darin recht geben. Sodann hat der von einer dicken Cuticula ausgekleidete unpaare Endkanal in bezug auf seinen Plasmabelag den gleichen Bau. An eine excretorische Funktion dieses Abschnittes kann man aber wohl nicht denken. Und dann schien es mir unwahrscheinlich, daß die verschiedentlich beobachtete entwicklungsgeschichtliche Verlagerung des Kanals aus der Leibeshöhle in die Seitenlinie bedeutungslos sein solle, und das, wo der Kanal die Aufgabe hätte direkt aus der Leibeshöhle Substanzen aufzunehmen. Die genaue Unter-

suchung der Seitenlinien zeigt denn auch in der Tat, daß sie Teile enthält, die in direkter Beziehung zu den Seitenkanälen stehen. Man muß dabei natürlich von sehr gut fixiertem Material ausgehen, was ja bei Nematoden nur bei Verarbeitung zahlreichen Materials möglich ist.

Am Aufbau der Seitenlinie von *Ascaris* beteiligen sich nicht weniger als 7 Bestandteile, wenn wir von den Nerven, Ganglienzellen und der Glia absehen: 1) die Subcuticula, 2) die Zellen der Medialreihe, 3) das Grundgewebe der Seitenlinie, 4) das excretorische Drüsengewebe, 5) die Bildungszellen gewisser Stützfibrillen, 6) Wanderzellen, 7) die Seitenkanäle (Fig. 9).

Die Subcuticula zieht unter der Seitenlinie weg, nur durch die Zellen der Medialreihe unterbrochen. Sie unterscheidet sich in ihrem Bau in nichts von der gewöhnlichen Subcuticula des Körpers, enthält die selten in größeren Abständen angeordneten Zellreihen und dieselben Fibrillenbildungen. Auch ist sie nicht dicker als an andern Körperstellen, wie man sehen kann, wenn sie durch einen künstlichen Schrumpfungsraum vom übrigen Seitenliniengewebe getrennt ist. An ihrer Grenze verlaufen die schlauchartigen Stützfibrillen, die ich schon früher beschrieben und abgebildet habe[18]. Die Subcuticula wird nun unterbrochen durch eine Reihe von keilförmig in die Seitenlinie einspringenden Zellen, die mit ihrer Basis direkt der Cuticula aufsitzen und wie eine Scheidewand die Seitenlinie durchsetzen (s. den Querschnitt durch die Seitenlinie Fig. 9). Sie sind schon früher beschrieben worden, und ich verweise wegen des Näheren auf K. C. Schneiders Lehrbuch. Bei der Fixierung schrumpft diese Reihe leicht aus dem übrigen Gewebe heraus und erscheint dann durch radiäre Fäden mit ihm verbunden. Besonders schön sieht man ihre Anordnung — Zellgrenzen sind nicht vorhanden — in Längsschnitten.

Seitlich von diesen Zellen liegt nun der 3. Bestandteil der Seitenlinien, das eigentliche Grundgewebe. Es ist dies, wie schon früher angegeben wurde, eine syncytiale Masse von schwer zu beschreibendem Aufbau. Die plasmatische Grundlage ist von dichtgedrängten größeren und kleineren Vacuolen erfüllt, die oft mit Osmiumsäure schwärzbare Substanzen enthalten. Zwischen ihnen liegen Granulationen der verschiedensten Größe, oft dichte Pigmentmassen und schließlich verlaufen hier die verschiedenartigen Fibrillenbildungen, deren Anordnung K. C. Schneider ausführlich geschildert hat, worauf ich hier verweise. Charakteristisch für dieses Gewebe sind die Kerne, die jederseits in einer peripheren Zone gruppiert sind. Sie sind oft relativ groß und bläschenförmig und finden sich dann bis zu winzig kleinen Kernchen, die in dichten Kern-

[18] Goldschmidt, R., Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen. In: Zool. Jahrb. (Anat.) Vol. 21. 1904.

nestern zusammenlagern, was ebenfalls schon von früheren Autoren beschrieben und als Kerndegeneration aufgefaßt wurde[19]. In diesem Gewebe, dessen Anordnung aus Fig. 9 am besten zu ersehen ist, finden sich stellenweise die als 5. und 6. Bestandteil aufgezählten Bildungen eingelagert. Die dickeren Stützfibrillen werden nämlich nicht von dem Grundgewebe selbst gebildet, sondern von besonderen Zellen, die allerdings in geringer Zahl, hier und da in den Seitenlinien angetroffen werden. In Fig. 10 ist eine solche bei stärkerer Vergrößerung abgebildet. Man sieht, wie aus dem vom Syncytium nicht scharf abgesetzten Zellleib nach allen Seiten die Fibrillenbündel ins Gewebe ausstrahlen. Hier findet man denn auch die Zellen, die ich als Wanderzellen bezeichnet habe,

Fig. 10.

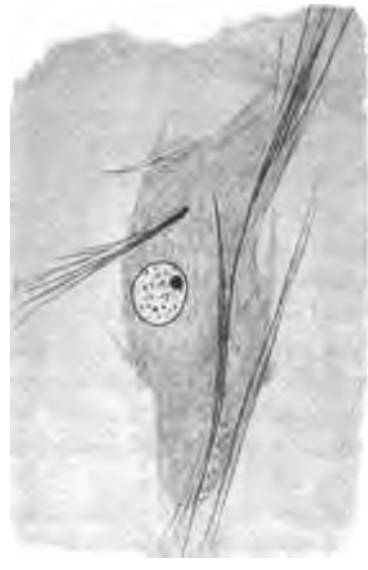


Fig. 11.

Zellen mit kugeligem oder ovoidem Körper und stark vacuolisiertem Plasma, die bei Pigmentierung der Seitenlinie stets reich mit Pigment beladen sind (Fig. 11). Ich möchte sie den Zellen vergleichen, die Nassonoff u. a. als phagocytäre Wanderzellen beschrieben haben, ohne aber Näheres über sie angeben zu können.

Auf einem guten Querschnitt durch die Seitenlinie — ich bemerke nochmals, daß es bei *Ascaris* nicht möglich ist, regelmäßig gut fixiertes Material zu erhalten — fällt nun sofort eine jederseits von der mittleren

[19] Anm. b. d. Korr.: Über die Deutung derartiger Vorgänge als Chromidienbildung s. die Mitteilung von B. Zarnik. Über funktionelle direkte Kernteilungen. In: Sitz.-Ber. phys. med. Ges. Würzburg 1905.

Zellreihe gelegene Gewebsmasse auf, die sich scharf vom übrigen Seitenliniengewebe abhebt (Fig. 9 *4*). Auf den Querschnitten zeigt sie eine kreisförmige oder ovale Gestalt, und stets liegt sie in der Nähe des Seitenkanals. Öfters findet man auch auf den Schnitten einen queren Schenkel, der die beiden Massen verbindet. Auf Längsschnitten erkennt man ebenfalls diesen scharf gesonderten Teil als einen Strang, der von vorn nach hinten durch die Seitenlinie zieht. Verfolgen wir diese Masse nun nach vorn, so fällt uns sofort auf, daß wir sie in der Seitenlinie nur soweit finden als der Excretionskanal ihr eingelagert ist. An der Umbiegungsstelle dieses Kanals nach der Bauchseite erstreckt sich das Gewebe noch ein kleines Stück weit dem Kanal entlang auf die Gewebsbrücke, um dann zu endigen. Ein kleiner Fortsatz geht noch ein wenig nach vorn, um ebenfalls bald zu endigen. Weiter vorn fehlt dieses Gewebe also vollständig in der Seitenlinie, die selbst wohlentwickelt bleibt; sein Platz wird hier von dem Grundgewebe ausgefüllt. Und das gleiche gilt für das Hinterende des Körpers, hinter dem blinden Ende der Kanäle; auch hier fehlt jenes Gewebe. Es steht also in seiner Ausdehnung in engem Zusammenhang mit der Erstreckung jener Kanäle.

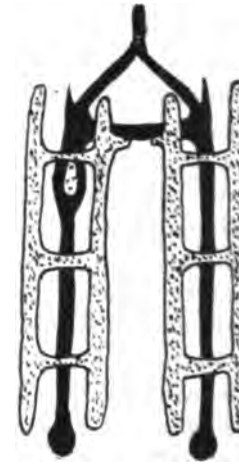
An guten Präparaten ist dies Gewebe von seiner Umgebung scharf geschieden, während es bei schlechter Fixierung in dieses übergeht. Die Abgrenzung geschieht durch eine faserige Grenzschicht, die bisweilen durch Schrumpfung sich von dem umliegenden Grundgewebe entfernt und nur hier und da an der Außenseite unterbrochen erscheint. Aber auch da ist die Trennung der beiden Gewebe deutlich. Das was die von mir als excretorisches Drüsengewebe aufgefaßten Stränge besonders charakterisiert, ist aber ihr feinerer Bau. Wie in so vielen Geweben des *Ascaris*-Körpers, liegt auch hier ein Syncytium vor. In ihm finden sich vollständig regelmäßig zerstreut bläschenförmige Kerne, die sich in ihrer mittleren Größe von allen andern Kernen der Seitenlinie unterscheiden. Sie erscheinen auch viel weniger kompakt als die andern Kerne und besitzen eine besonders feine Kernmembran. Sehr oft findet man zwei Kerne dicht aneinander gelagert, was auch in andern Geweben des Nematodenkörpers vorkommt, und sodann findet man häufig von einer Seite eingedellte Kerne, die genau aussehen wie die Kerne secretgefüllter Speichelzellen. Die Kerne sind eingelagert in ein schaumiges Plasma. Bisweilen aber ist dieses bis auf wenige feine Stränge reduziert und ersetzt durch ein homogenes, stärker lichtbrechendes glasiges Secret, das sich mit basischen Farben färbt. Seine sehr charakteristische Anordnung geht am besten aus der bei stärkerer Vergrößerung gezeichneten Fig. 12 hervor. Zwischen den Secretmassen finden sich reichlich stützende Fibrillen, die geschlängelt verlaufen, sich verästeln oder Seitenzweige abgeben. Diese Fibrillen stammen aus dem Grundgewebe der

Seitenlinie und dringen von außen in die Drüsenstränge ein (Fig. 12). Es ist dies nicht weiter merkwürdig, denn so ziemlich alle Organsysteme von *Ascaris* besitzen in besonders reichem Maß stützende Fibrillen, die unbekümmert um Zell- oder Organgrenzen verlaufen.

Wenn diese drüsigen Massen nun tatsächlich das eigentliche in die Seitenlinie eingelagerte Excretionsorgan darstellen, wie aus ihrem Bau und Anordnung zu schließen ist, so muß wohl auch morphologisch sich ein Zusammenhang nachweisen lassen mit den ausführenden Kanälen. Eine direkte Berührung mit dem Wandbelag der Kanäle ist nicht nachzuweisen; dagegen sieht man gerade an den jenen Körpern zugewandten Seitenwänden der Kanäle feine Poren von dem Lumen ausgehen, die wahrscheinlich die Wand durchsetzen. Von der Oberfläche der Wandung sieht man ferner schon früher beobachtete Fäden ausgehen, die zu der

Fig. 12.

Fig. 13.



Innenwand der Drüsenstränge treten. Der so gekennzeichnete Weg des Secrettransports wird nach den oben angeführten Versuchen ja auch wahrscheinlich eingeschlagen. Nach unsrer Darstellung besteht also das Excretionsorgan von *Ascaris*, wie es in Fig. 13 schematisch dargestellt ist, aus der eigentlichen excretorischen Drüse (analog Niere), die innerhalb der Seitenlinien liegt, und dem Ausführgang (analog Ureter), der aus zwei von einer einzigen Zelle gebildeten hufeisenförmig verbundenen Schenkeln besteht, und einem von einer Zelle dargestellten unpaaren Endstück. Damit wird nicht nur der Einwand gegen die excretorische Beteiligung der Seitenlinie hinfällig, daß die Kanäle sich ihr erst sekundär einlagern, sondern diese letzte Tatsache auch dem Verständnis näher gebracht.

Bisher war nur von *Ascaris lumbricoides* die Rede bzw. der ähnlichen, aber histologisch schwerer zu erforschenden *A. megalocephala*. Wenn meine Darstellung aber richtig ist, so muß sich ähnliches auch bei andern mit Excretionskanälen ausgerüsteten Nematoden nachweisen lassen. Leider sind da die histologischen Angaben meist nicht genügend. Ein sehr schönes Beispiel scheint mir aber bei *Ascaris decipiens* vorzuliegen, die von Cobb[20], Jägerskiöld[21] und Nassonow[22] genauer untersucht wurde. Der ganz vorn ausmündende Excretionskanal wird ebenfalls von einer Zelle gebildet, ist unpaar und von den Seitenlinien unabhängig. Ein vorderer bandartig verbreiterter Teil ist von einem schmalen Endfaden abgesetzt. Diesem Organ entlang verläuft nun ventral in der Leibeshöhle ein drüsiges Gebilde, das von den Autoren als ein Homologon der büschelförmigen Organe erklärt wird. Von diesen ist es aber in seinem Bau vollständig verschieden, indem es im wesentlichen eine syncytiale Masse von drüsigen Kernen darstellt. Die Darstellung und besonders auch die Abbildungen Nassonows zeigen nun, daß zweifellos genau der gleiche histologische Aufbau vorliegt wie bei den excretorischen Drüsensträngen von *A. lumbricoides*. Der Unterschied besteht nur in seiner unpaaren Beschaffenheit und der Unabhängigkeit von der Seitenlinie, der freien Lage in der Leibeshöhle, die natürlich eine mannigfaltigere Oberflächengestaltung gestattet. Und gerade hier zeigen nach den Autoren auch die Seitenlinien einen ganz andern Bau, als bei den Formen mit eingelagerten Seitenkanälen, so daß gerade diese Befunde eine wichtige Stütze für meine Darstellung geben. Auch sonst finde ich an Abbildungen der Seitenlinien mit eingelagerten Seitenkanälen Anhaltepunkte, daß die gleiche Organisation vorliegt, so in einer Abbildung Jägerskiölds von *Asc. osculata*, doch möchte ich aus Mangel eigner Erfahrungen dies nicht weiter ausführen. Eine vergleichende Untersuchung würde zweifellos manches Interessante zutage fördern.

Über Bauch- und Rückenlinie ist nicht viel zu bemerken. Sie sind im wesentlichen aus einer Reihe hintereinander liegender Zellen zusammengesetzt, deren Kerne in der Rückenlinie ähnlich wie in der medialen Zellreihe der Seitenlinien angeordnet sind, in der Bauchlinie öfters wie die Subcuticulakerne in langen Ketten liegen. Für die Umhüllung der eingelagerten Nerven finden sich besondere gliöse Elemente, die an anderm Orte beschrieben werden sollen.

---

[20] Cobb, N. A., Beiträge zur Anatomie und Ontogenie der Nematoden. In: Jenaische Zeitschr. Natw. Vol. 23. 1889.

[21] Jägerskiöld, L., Über die büschelförmigen Organe bei den *Ascaris*-Arten. In: Centralbl. Bact. Paras. Vol. 24. 1898.

[22] Nassonow, N., Zur Kenntnis der phagocytären Organe bei den parasitischen Nematoden. In: Arch. mikr. Anat. V. 55. 1900.

III. Der Schichtenbau der Nematoden.

Zum Schluß seien mir noch einige Worte über den Schichtenbau der Nematoden gestattet, der für ihre Stellung im System vor allen Dingen von Wichtigkeit ist. Da ist es zunächst die alte Frage, ob den Nematoden eine Leibeshöhle, ein Cölom zukommt, die immer noch nicht beantwortet ist. In den verschiedenen zoologischen Lehrbüchern wird dazu in ganz verschiedener Weise Stellung genommen. R. Hertwig spricht von einer Leibeshöhle, die wahrscheinlich eine ganz andre Bedeutung hat, weil ihr das Darmfaserblatt fehlt und vereinigt die Nematoden mit den Acanthocephalen zusammen zur Klasse der Nemathelminthen[23]. Claus-Grobben stellen die Nematoden zu den Coelhelminthen und erkennen ihnen damit eine Leibeshöhle zu. Hatschek weist ihnen dagegen ihre Stellung bei den Scoleciden an, hält sie aber selbst nicht für sicher begründet, »da die Beurteilung ihrer Leibeshöhle und Körperschichten noch unklar ist«. Bütschli[24] schließt die Nematoden besonders auf Grund einer Vergleichung des Nervensystems direkt an die Trematoden an. Ausführlich ist die Frage von Ziegler[25] kritisch beleuchtet worden, der durch Betrachtung der embryologischen wie histologischen Tatsachen zu dem Schluß kommt, daß die Leibeshöhle der Nematoden kein Deuterocöl, sondern ein Schizocöl ist. Und in ersterem Punkt muß ich mich auf Grund meiner Untersuchungen an Ziegler anschließen. Der Gedanke eines Enterocöls wurde wohl nur durch die einschichtige Anordnung der Muskulatur hervorgerufen. Ziegler betont mit Recht, daß dies mit den speziellen Bedingungen der Körperbedeckung in Zusammenhang stehen könne. Wenn die Muskulatur ein parietales Mesoderm repräsentiert, so ist nicht einzusehen, warum kein viscerales Blatt vorhanden sein soll. Und die Embryonalentwicklung gibt auch gar keine Anhaltepunkte dafür, ebensowenig wie der Bau des Geschlechtsapparates oder der Excretionsorgane. Ich glaube nun aber auch gar nicht, daß wir von einem Schizocöl reden können. Bei *Ascaris* ist der ganze Raum zwischen Muskulatur und Organen von den Lamellen des Isolationsgewebes erfüllt, und wo scheinbar große Schizocölräume vorhanden sind, liegen sie innerhalb dieses Gewebes. Da bei andern Nematoden die feinen Lamellen sich auch finden, so wird die Sachlage jedenfalls bei allen die gleiche sein. Dann aber ist es naturgemäß, von einem Parenchym zu sprechen, einem Paren-

[23] Hertwig hat damit den in der Coelomtheorie vertretenen Standpunkt, daß die Nematoden Enterocoelier seien, verlassen.

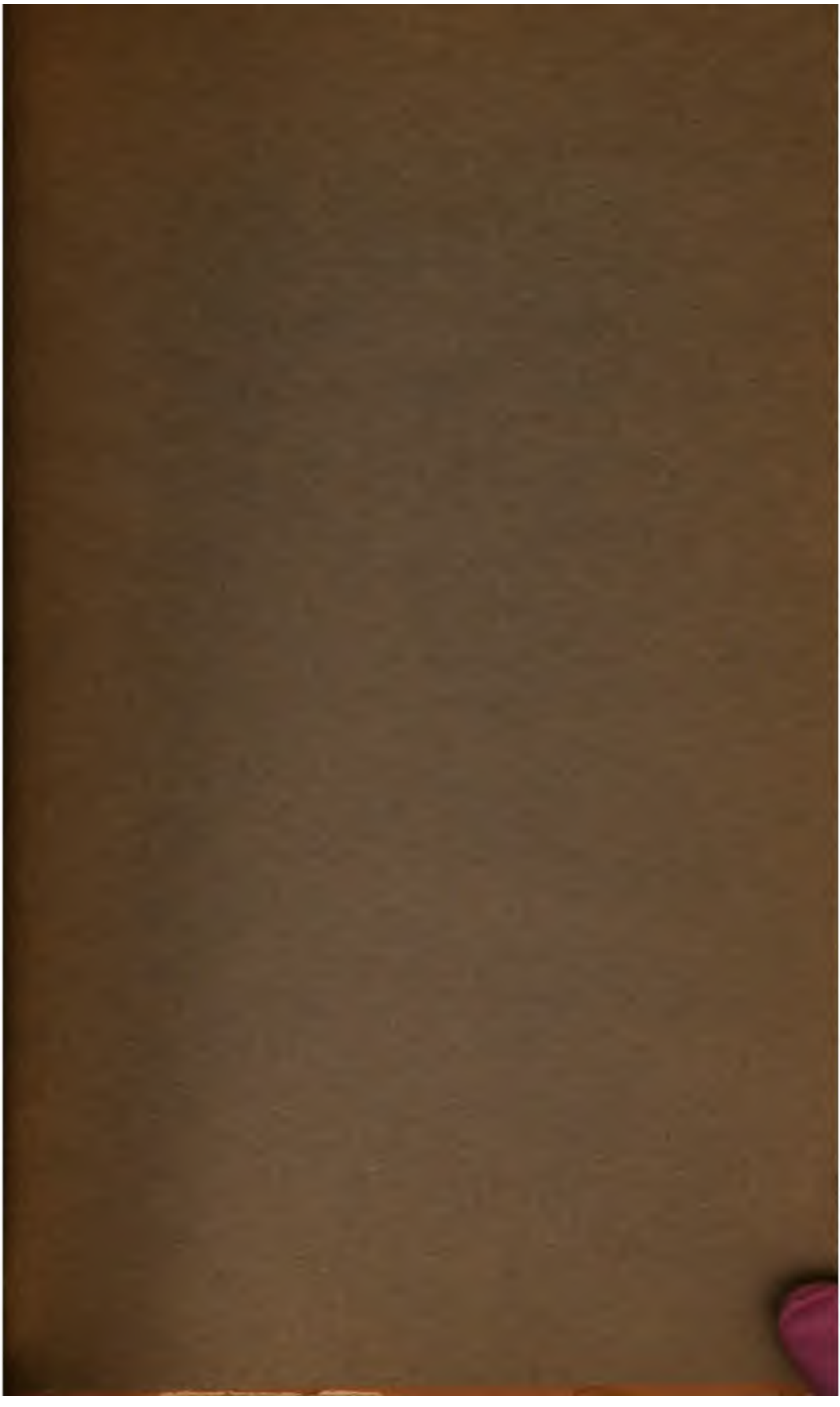
[24] Bütschli, O., Zur Herleitung des Nervensystems der Nematoden. In: Morph. Jahrb. Vol. X. 1895.

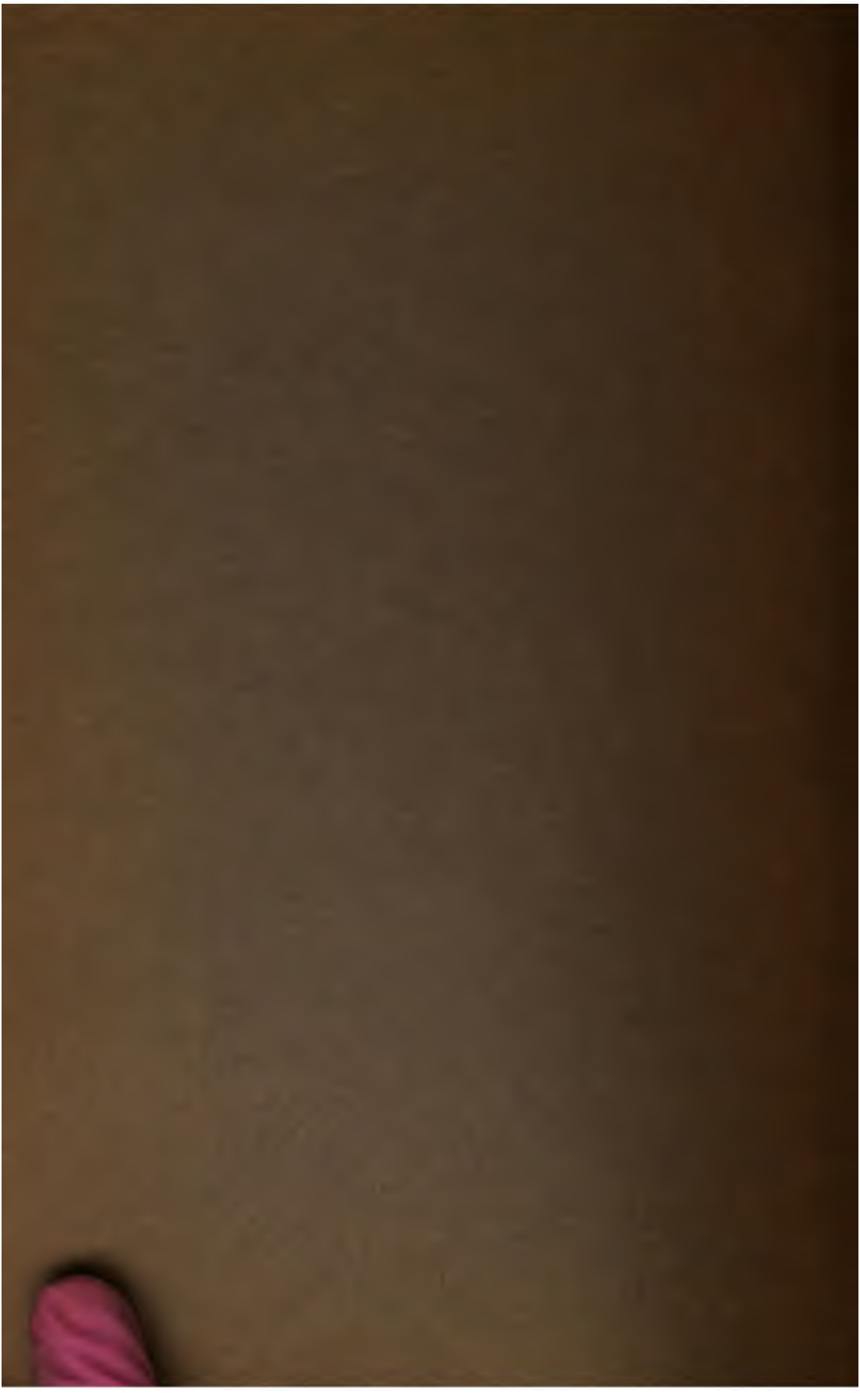
[25] Ziegler, H. E., Über den derzeitigen Stand der Cölomfrage. In: Verh. deutsch. Zool. Ges. 1898.

chym, das die Lücken zwischen allen Organen ausfüllt und nur sich von dem der parenchymatösen Würmer dadurch unterscheidet, daß flüssigkeitserfüllte Räume gegenüber dem Zellkörper derart überwiegen, daß letzterer zu feinen, leicht zerreißbaren Membranen reduziert wird. Da die Hohlräume innerhalb der Zellen und nicht zwischen ihnen liegen, so wird ein Schizocoel nur vorgetäuscht. Es ergibt sich daraus, daß die Nematoden keinesfalls zu den Coelhelminthen gestellt werden können. Wenn man sie überhaupt bei den Würmern belassen will, wogegen sehr vieles spricht, so müssen sie ihre Stellung in der Nähe der parenchymatösen Würmer erhalten.

Der Schichtenbau der Nematoden ergibt sich danach folgendermaßen:

Der Körper wird umgeben von der Epidermis, die die Cuticula ausscheidet und sekundär, wie embryologisch nachgewiesen ist, zu einem Syncytium verschmilzt. In den 4 Körperlinien können die Epidermiszellen Besonderheiten bewahren, indem sie als eine Reihe hintereinander stehender Zellen erhalten bleiben. So kommt die Grundlage für Rücken- und Bauchlinie zustande, sowie die mediale Zellreihe der Seitenlinie. Die mesenchymatischen Muskeln haben sich aus mechanischen Gründen in einer Lage von Längsmuskelzellen unter der Epidermis angeordnet, die aber dorsal und ventral durch den Vorsprung der Epidermis unterbrochen ist. Lateral haben sich zwei Mesenchymzellreihen in kontinuierlicher Fortsetzung der Muskelzellreihen nicht zu Muskeln umgebildet, sondern treten zu der vorspringenden Epidermiszellreihe hinzu, so die Grundlage der Seitenlinie bildend, in der sie nun als einfache Zellreihen erhalten bleiben können, oder wie bei *Ascaris* sich in ein vielkerniges Syncytium umwandeln. Die übrigen mesenchymatischen Elemente erfüllen als Parenchym den Zwischenraum zwischen den Organen.





10

Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala

Ein Versuch, in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen. I. Teil

von

Richard Goldschmidt

Mit 3 Tafeln und 22 Figuren im Text

Sonderabdruck aus: »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie«, Bd. XC.

Leipzig
Wilhelm Engelmann
1908

Inhalt.

Seite

August Schuberg, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und zur Entwicklungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien. (Mit Taf. I.) . . 1

Richard Goldschmidt, Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala. Ein Versuch, in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen. I. Teil. (Mit Taf. II—IV u. 22 Fig. im Text.) 73

Wladimir Stantschinsky, Über den Bau der Rückenaugen und die Histologie der Rückenregion der Oncidien. (Mit Taf. V—VII u. 1 Fig. im Text.) 137

Alexander Schepotieff, Die Desmoscoleciden. (Mit Taf. VIII—X.) . . 179

M. Nowikoff, Beobachtungen über die Vermehrung der Knorpelzellen, nebst einigen Bemerkungen über die Struktur der »hyalinen« Knorpelgrundsubstanz. (Mit Taf. XI—XIV u. 5 Fig. im Text.) 205

Eugen Widmann, Über den feineren Bau der Augen einiger Spinnen. (Mit Taf. XV—XVII u. 4 Fig. im Text.) 258

E. Zugmayer, Über Mimikry und verwandte Erscheinungen 313

S. Bogoljubsky, Zur Kenntnis der Dorsalflosse bei »Motella tricirrata«. (Mit Taf. XVIII.) 327

S. Awerinzew, Über ein parasitisches Infusor aus dem Darme von Ophelia limacina (Rathke). (Mit Taf. XIX.) 334

Sergeï Tschachotin, Die Statocyste der Heteropoden. (Mit Taf. XX bis XXIV u. 15 Fig. im Text.) 343

Clara Hamburger, Zur Kenntnis der Conjugation von Stentor coeruleus nebst einigen allgemeinen Bemerkungen über die Conjugation der Infusorien. (Mit Taf. XXV.) 423

Olaw Schröder, Die Sinnesorgane der Skorpionskämme. (Mit Taf. XXVI.) 436

Hugo Merton, Über den Bau und die Fortpflanzung von Pleodorina illinoisensis Kofoid. (Mit Taf. XXVII, XXVIII u. 2 Fig. im Text.) . . 445

Nicolai Kassianow, Untersuchungen über das Nervensystem der Alcyonaria. (Mit Taf. XXIX—XXXI u. 2 Fig. im Text.) 478

W. Selensky, Untersuchungen über die sogenannten Urnen der Sipunculiden. (Mit Taf. XXXII—XXXV u. 6 Fig. im Text.) 536

F. Blochmann, Zur Systematik und geographischen Verbreitung der Brachiopoden. (Mit Taf. XXXVI—XL u. 6 Fig. im Text.) 586

Robert Lauterborn, Protozoen-Studien. V. Teil. Zur Kenntnis einiger Rhizopoden und Infusorien aus dem Gebiete des Oberrheins. (Mit Taf. XLI—XLIII.) 646

Nicolai Kassianow, Vergleich des Nervensystems der Octocorallia mit dem der Hexacorallia 670

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

Soeben ist erschienen:

Die Mneme

als erhaltendes Prinzip
im Wechsel des organischen Geschehens

von

Richard Semon

Zweite, verbesserte Auflage

gr. 8. Geh. ℳ 9.—, in Leinen geb. ℳ 10.—

Das Nervensystem von Ascaris lumbricoides und megalocephala.

Ein Versuch, in den Aufbau eines einfachen Nervensystems einzudringen.

Erster Teil.

Von

Dr. Richard Goldschmidt,
Privatdozent an der Universität München.

Mit Tafel II—IV und 22 Figuren im Text.

Inhalt.

Seite

Einleitung 73
1. Material und Methoden 75
2. Historisches 76
I. Teil. Topographie 84
1. Übersicht des Baues des Vorderendes von *Ascaris* 84
2. Topographie des Nervensystems 88
II. Teil. Mikroskopische Anatomie 94
1. Die Ganglien 96
2. Nerven und Commissuren 111
a. Sensible Nerven 118
b. Motorische Nerven und Commissuren 119
Literaturverzeichnis 132
Erklärung der Abbildungen 133

Wenn wir das ungeheure Material betrachten, das in den letzten Jahrzehnten auf dem Gebiete der feineren Anatomie des Nervensystems angesammelt wurde, so können wir nicht ohne eine gewisse Resignation bemerken, wie weit wir noch von dem Verständnis der elementaren Zu ammensetzung dieses Organsystems trotz aller Detailkenntnisse ent ernt sind. Die Ursache liegt natürlich in der ungeheuren Schwierigkei des Objektes. Denn schon auf relativ niederen Stufen der tierischen Or anisation ist die Zusammensetzung des Nervensystems eine so

mannigfache und verwickelte, daß an eine einigermaßen vollständige Kenntnis des Gesamtaufbaus nicht zu denken, ja nicht einmal das Minimum dessen zu erreichen ist, was für die anatomische Erkenntnis unerläßlich ist, die vollständige Darstellung eines Reflexbogens. Und doch wäre es, um die notwendige anatomische Grundlage für das Verständnis der physiologischen Vorgänge zu gewinnen, dringend wünschenswert, einmal von irgend einem Organismus das Nervensystem in seiner gesamten Zusammensetzung kennen zu lernen, also in seinen sämtlichen Ganglienzellen, deren Fortsätzen und Verbindungen, den zum Centrum gelangenden und vom Centrum abgehenden Bahnen. Dieses Resultat kann aber, wenn überhaupt, nur bei einem sehr einfachen Organismus erfüllt werden, dem komplizierte Sinnesorgane fehlen, dessen Centralorgane räumlich nahe beieinander sind und vor allem eine nicht zu große Zahl von Elementen in sich bergen und in ihrem Bau konstant sind. Daß es viele Objekte gibt, die diesen Forderungen genügen, möchte ich bezweifeln, mir ist jedenfalls nur dieses eine bekannt, über das die folgende Untersuchung berichten soll.

Meine früheren histologischen Untersuchungen an Nematoden hatten bereits gezeigt, in welch merkwürdiger Weise bei diesen Würmern die einzelnen Organsysteme aus wenigen großen und absolut konstanten Zellen aufgebaut werden. Und das gleiche trifft auch für das Nervensystem zu. In den Centralorganen ist eine konstante Anzahl von Ganglienzellen vorhanden, nie eine mehr oder weniger, ihre Lage ist konstant, ihre Form, ihre Verbindungen; und das gleiche trifft für die übrigen Komponenten des Nervensystems zu[1]. Ich habe mir daher die Aufgabe gesetzt, zu versuchen, dieses Nervensystem möglichst vollständig — zunächst nur anatomisch — zu erforschen und glaube, meinem Ziel jetzt ziemlich nahe zu sein. Im folgenden übergebe ich den ersten Teil dieser Studien der Öffentlichkeit. Er wird die topographische Beschreibung des Nervensystems enthalten und die Schilderung der mikroskopischen Anatomie, also der Ganglienzellen und Nervenfasern und ihren anatomischen Zusammenhang, mit Ausnahme der Verbindungen, welche innerhalb des eigentlichen Nervenringes vor sich gehen.

In diesem Teil des Nervensystems nämlich gehen die Verbindungen der Neuronen vor sich, die für das Verständnis des Ganzen die ent-

[1] Im allgemeinen Teil werde ich nachzuweisen suchen, daß eine derartige Konstanz für alle Reflextiere typisch ist, wie aus den Arbeiten von Retzius, Apáthy und anderen hervorgeht. Die große Komplikation der Nervenverzweigungen läßt aber bei andern Objekten dies bestenfalls (Hirudineen, Apáthy) für die Territorien in der Umgebung der Ganglienzellen nachweisen.

scheidende Bedeutung haben. Aus äußeren Gründen wird die Darstellung dieser Ergebnisse getrennt als zweiter Teil dieser Arbeit erscheinen. Von der eigentlichen Histologie des Organsystems wird hier nichts abgehandelt, vielmehr soll der schon zum großen Teil fertige dritte Teil den histologischen Bau der Elemente, also Ganglienzellstruktur, Tigroidsubstanz und Chromidialapparat, Neurofibrillen und Muskelinnervation sowie die Glia behandeln. Dort wird dann auch der Platz sein, die gewonnenen Ergebnisse in Hinsicht auf allgemeine Fragen zu diskutieren und die neurologische Literatur zu berücksichtigen.

Vor nunmehr 7 Jahren lenkte mein lieber Lehrer, Otto Bütschli, meine Aufmerksamkeit auf die Nematoden als besonders interessante Objekte für histologische Studien und legte mir besonders warm das Nervensystem ans Herz. Seitdem habe ich immer zwischen andrer Tätigkeit diesen Gegenstand weiter verfolgt und Stück für Stück gefördert, und so ist es mir heute eine besondere Genugtuung, diese Studien als Zeichen der Treue und Dankbarkeit dem hochverehrten Manne widmen zu dürfen.

1. Material und Methoden.

Für den vorliegenden ersten Teil der Untersuchung kommt vorwiegend histologisch konserviertes Material in Betracht. Konzentrierte Sublimatlösung mit oder ohne Eisessig gab auch hier die besten Resultate. Längs- und Querschnittserien durch das Vorderende sind notwendig. Die Färbung spielt keine große Rolle, einfaches Delafield-Hämatoxylin genügt für die Erforschung der mikroskopischen Anatomie. Natürlich wurden aber auch die nach den verschiedensten Methoden für frühere Untersuchungen hergestellten Präparate verwandt, ebenso wie die für histologische Zwecke nach den modernen Nervenmethoden hergestellten Präparate. Das Haupterfordernis ist der ständige Vergleich guter Totalpräparate des Nervensystems mit Schnittserien. Die ersteren werden folgendermaßen erhalten: Mit einem feinen Messerchen schneide ich den Hautmuskelschlauch des Vorderendes des Wurmes bis auf den Oesophagus durch, und zwar je nach Bedürfnis lateral oder dorsal. Der Schnitt wird bis zu den Lippen geführt und dann vorsichtig der Hautmuskelschlauch maximal auseinander gesteckt. Dann wird der Oesophagus mit einer Pinzette nach vorn herausgezogen, wobei bei geschickter Handhabung das ihn umschließende Nervensystem auf der Unterlage liegen bleibt. Mit der Lupe wird zunächst der Erfolg der Präparation festgestellt und dann gefärbt. Als besonders günstig erwies sich hierzu Nisslsches Methylen-

blau in einer etwas veränderten Anwendungsweise. Ich bringe die Präparate für 6—8 Stunden in NISSLS Seifenmethylenblau in den Brutschrank von 60°, spüle dann ab und stecke sie in ausgestreckter Lage ins Wachsbecken und härte sie hier mit steigendem Alkohol, übertrage sie dann in Nelkenöl, in dem sie bleiben, bis keine Farbe mehr extrahiert wird (2—3 Tage). Durch das Nelkenöl wird in ausgezeichneter Weise die Differenzierung gerade bis zum richtigen Grad getrieben. In einem solchen Präparat treten die Ganglienzellen je nach ihrem Gehalt an Tigroidsubstanz dunkel oder hellblau hervor und heben sich von dem gelben Ton des Hautmuskelschlauches ab. Alle Kerne sind intensiv blau, aber auch die vier Körperlinien nehmen Farbe an. Die Nervenfasern bleiben ungefärbt, treten aber meist durch ihre scharfen Konturen deutlich hervor. Die in der Subcuticula verlaufenden erscheinen als ausgesparte weiße Streifen auf hellblauem Grund. Merkwürdig ist nur, daß solche Totalpräparate nicht an frisch konserviertem Material zu erhalten sind. Sie gelingen nur an altem Spiritusmaterial, wie es zu Kurszwecken in jedem Institut vorhanden ist. Um Kontrollpräparate für die Zusammensetzung einzelner Ganglien zu erhalten, kann man auch bei einiger Übung aus einem derart vorbereiteten Präparat sie herauspräparieren und beliebig färben. Ferner lassen sich auch lebende Würmer so präparieren und auf diese Weise die lebenden Ganglienzellen wenigstens zum Teil studieren, was für einige Fragen von Interesse ist.

Natürlich wurden auch Macerationsmethoden angewandt, die damit erhaltenen Resultate sind aber sehr bescheidene. Um einen Einblick in die Zusammensetzung der einzelnen Nervenstämme wie der Commissuren zu erhalten, bleibt aber nichts andres übrig als die mühevolle Methode der Rekonstruktion aus Querschnittserien. Bei der geringen Zahl der Nervenfasern und ihrem meist recht umfangreichen Querschnitt gibt sie aber sehr zuverlässige Resultate, die sich auch an manchen Punkten durch Längsschnitte oder die Totalpräparate kontrollieren lassen.

2. Historisches.

Mit dem morphologischen Aufbau des Nematodennervensystems haben sich seit Anfang des vorigen Jahrhunderts zahlreiche Gelehrte befaßt. Die Grundzüge seiner Anordnung wurden zuerst von A. SCHNEIDER (1866) richtig erkannt. Seitdem haben sich noch manche Forscher bis in die neueste Zeit hinein bemüht, die Kenntnisse auszubauen, von deren Resultaten, soweit sie das Kopfnervensystem betreffen, im

folgenden die hauptsächlichsten wiedergegeben werden sollen. Die erste eingehende morphologische und histologische Darstellung stammt von O. Bütschli (1874). Er findet bei den Ascariden nicht weit hinter dem Vorderende um den Oesophagus einen Nervenring, der von einer faserigen Scheide eingeschlossen ist und 40—50 Nervenfasern von ungleichem Querschnitt enthält. Von ihm entspringen nach vorn vier Nerven in den Submedianlinien, die nur aus wenigen Fasern bestehen, in die Ganglienzellen eingeschaltet sind. Nach hinten treten aus ihm aus ein mit zwei Wurzeln entspringender Bauchnerv, ein Rückennerv und jederseits ein ventraler Nerv, der in der Subcuticula nach der Seitenlinie hin verläuft. Der Bauchnerv ist faserreicher als der Rückennerv, und in seinem Verlauf sind hier und da hinter dem Nervenring Ganglienzellen eingestreut. Der nach den Seitenlinien zu gehende Nerv läuft an dem Ring vorbei in der Seitenlinie nach vorn, erhält hier aber auch Fasern aus dem Ring. In der Seitenlinie sind in seinen Verlauf zahlreiche Ganglienzellen eingeschaltet, von denen auch Fasern nach hinten verlaufen und mit Ganglienzellen zusammenhängen, die in der Nähe der Halspapillen liegen. Von ihnen gehen wahrscheinlich Fortsätze durch die Gewebsbrücke, die das Excretionsgefäß trägt, nach der Bauchseite, um sich hier mit Ganglienzellen zu verbinden, die in jener Gewebsbrücke liegen. Es liegen hier jederseits etwa fünf große und sechs kleinere Zellen. Mit dem Bauchnerv entspringt jederseits ein aus wenigen Fasern bestehender Nerv, der in der Subcuticula sublateral und ventral nach hinten verläuft. Dorsal nehmen die entsprechenden Nerven ihren Ursprung aus dem Nervenring in der Seitenlinie. Die Innervierung der Muskeln erfolgt durch Fortsätze, die sie zu den Längsnerven schicken, die in der Gegend des Schlundringes liegenden senden ihre Fortsätze direkt zum Ring. Dieser Darstellung wird von Hesse (1892) nicht viel Neues hinzugefügt. Er gibt an, daß sämtliche Lateralnerven entweder durch die ventrale subcuticulare Commissur oder auf der Gewebsbrücke zum Bauchnerven treten. Er gibt ferner eine genauere Darstellung der Lippensinnesorgane und ihrer Nervenversorgung und schildert die Commissuren, die rechts und links Rücken- und Bauchnerv verbinden, von denen die vorderste vor dem Nervenring verläuft und eine Anzahl Fasern der beiden Längsnerven an dem Ring vorbeilaufend verbindet. Die Angaben über die Verteilung der Ganglienzellen stehen hinter denen Bütschlis zurück. Hamanns (1895) Schilderung des Nervensystems von *Lecanocephalus* weicht in vielen Punkten von dem für andre Nematoden Bekannten ab. Er findet in dem sonst als fast zellenfrei geschilderten Schlundring gegen 20 Ganglienzellen.

Von ihm sollen unabhängig von den Ganglienanhäufungen acht Nervenzüge abgehen, die als verästelte Bündel die vordere Körpermuskulatur versorgen. Eine ventrale Ganglienmasse verbindet rechte und linke Seitenganglien. Aus neuester Zeit endlich besitzen wir drei eingehende Schilderungen des Nervensystems dreier verschiedener Nematoden von ZUR STRASSEN (1904) für *Anthraconema*, von LOOSS (1905) für *Ankylostomum duodenale* und von RAUTHER (1906) für *Mermis albicans*. Dazu kommt noch eine genaue Untersuchung des sensiblen Nervensystems von *Ascaris* (GOLDSCHMIDT 1903). ZUR STRASSEN unterscheidet im Nervensystem von *Anthraconema* acht gesonderte und scharf begrenzte Ganglien. Ein unpaares Dorsalganglion aus symmetrisch gelagerten Zellen von zwei Größen gebildet, liegt quer über dem Oesophagus. Unter ihm liegt das größere, bohnenförmige Ventralganglion. Am umfangreichsten sind die beiden Lateralganglien, die mehr als 20 Zellen enthalten. Nahe hinter dem Bauchganglion liegt links und rechts ein postventrales Ganglion und ebenso hinter den Seitenganglien postlaterale Ganglien. Diese Ganglien sind durch verschiedene Commissurensysteme miteinander verbunden. Am stärksten ist die Dorsoventralcommissur oder der Schlundring. Mit den Lateralganglien steht er durch die Lateroventralcommissur in Zusammenhang. Zwischen Lateral- und Postlateralganglien findet sich die schmächtige Postlateralcommissur und ebenso zwischen Ventral- und Postventralganglien die Postventralcommissur. Von diesem Centralorgan gehen nach vorn und hinten Nerven aus. Ventral entspringt mit zwei Wurzeln der Bauchnerv, der durch den ganzen Körper nach hinten zieht. In den Seitenfeldern entspringen aus dem Schlundring die Quernerven, die zwischen Seitenfeld und oberem Seitenmuskel nach hinten ziehen. Vier Paare von zarten Faserbündeln ziehen vom Schlundring radiär zu den acht Längsmuskelbündeln des Vorderleibes. Zu den Sinnesorganen des Kopfes gehen sechs sensible Nerven, deren Verhalten in den wesentlichsten Punkten dem bei *Ascaris* nach GOLDSCHMIDTS Darstellung gleicht. Auf letztere brauchen wir hier nicht näher einzugehen, da ihre Resultate in der vorliegenden Arbeit oft angezogen werden müssen. Zweifellos die gründlichste bisher vorliegende Untersuchung eines Nematodennervensystems ist die des *Ankylostomum* von LOOSS (1905). Von dem Nervenring oder der Kopfcommissur entspringen direkt fünf Nerven, von denen vier nach vorn verlaufen und die dorsalen und ventralen Kopfpapillen versorgen. Der fünfte tritt in die Rückenlinie ein, bildet hier das kleine Ganglion cephalicum dorsale und verläuft als N. dorsalis nach hinten. Die meisten Fasern des Schlundringes treten in das

Ganglion cephalicum ventrale ein. Hier entspringen alle Hauptnerven des Körpers. Eine starke Commissur geht seitlich unter der Haut zu den G. cephalica lateralia. Aus zwei Wurzeln entspringt der starke N. ventralis, der in der Bauchlinie nach hinten zieht. Von den Wurzeln geht nach vorn ein kleiner Ast ab, der N. anterior ventralis. In der Richtung des Kopfes setzt sich jedes der Lateralganglien in einen Nerven fort, der die seitlichen Kopfpapillen versorgt. Nach hinten entspringen ebenfalls zwei Nerven, von denen aber nur der stärkere direkt vom Ganglion kommt, der schwächere kommt durch das Ganglion hindurch vom Kopf und tritt in ein eignes kleines Ganglion hinter dem Lateralganglion ein, das G. cephalicum postlaterale. Dann vereinigen sich beide zu dem N. ventrolateralis, der in der Nähe des Excretionskanals nach hinten verläuft. Eine einzelne Faser des dicken Nerven spaltet sich ab, um in der Seitenlinie dorsal nach hinten zu verlaufen, der N. dorsolateralis. Ventral- und Lateralganglion sind außer durch die große Commissura cephalica cutanea noch durch eine frei in der Leibeshöhle verlaufende C. cephalica interna verbunden. In ihrem Verlauf finden sich wenige spindelförmige Ganglienzellen. Schließlich ist auch das G. postlaterale mit dem G. cephalicum ventrale durch eine direkte Commissur verbunden. — Die jüngste Schilderung eines Nematodennervensystems ist endlich die von Rauther über *Mermis albicans*. Auch hier werden Ventral-, Dorsal- und Lateralganglien unterschieden. Die Lateralganglien enthalten 30—40 Zellen, die eine vordere und hintere Gruppe bilden. Von ihnen gehen zwei Commissuren zum Bauchganglion, eine große erste Ventrolateralcommissur, eine kleinere zweite. Im übrigen stimmen die Befunde in den wesentlichen Punkten mit den an andern Nematoden gewonnenen überein.

In allen diesen Arbeiten ist, mit Ausnahme der von Bütschli und der speziell der Histologie des sensiblen Nervensystems gewidmeten Arbeit von Goldschmidt, über den feineren Bau des Nervensystems nicht viel enthalten. Gelegentliche Angaben über die ungefähre Zahl der in den Ganglien enthaltenen Zellen und die Zahl ihrer Fortsätze, einige Mitteilungen über Hüll- und Stützzellen der nervösen Teile sind alles. Dazu kommt in den älteren Arbeiten eine Diskussion darüber, ob die Nervenfasern glatt oder gestreift oder varikös sind und ob sie eine Hülle haben oder nicht. Dem histologischen Aufbau des Nematodennervensystems sind dagegen die Arbeiten von Rohde (1852, 1892) und von Apáthy (1893, 1894) gewidmet. Rohde findet, daß die Nervenfasern in eine aus groben, regellos und meist sehr eng geflochtenen Fäserchen bestehende Scheide und in einen von ihr umschlossenen

Achsencylinder zerfallen. Das Spongioplasma des Achsencylinders wird von meist längs verlaufenden Fibrillen gebildet, welche im Durchmesser außerordentlich variieren, insofern sie alle Übergänge von unmeßbarer Feinheit bis zur Stärke der Scheidefäserchen zeigen. Die Nervenfasern des Schlundringes sind denen des Mediannerven im wesentlichen gleich gebaut, durchschnittlich aber bedeutend dünner als diese; während ferner in den Nervenfasern des Mediannerven die feinen Fibrillen überwiegen, herrschen in denen des Schlundringes die gröberen vor. Neben den Nervenfasern enthält der Schlundring noch ein der Leydigschen Punktsubstanz ähnliches, grobkörnig fibrilläres Gewebe, welches durch die Vereinigung von benachbarten grobfibrillären Nervenfasern entsteht. Diese Verschmelzung wird durch eine Lockerung der Nervenfaserscheide eingeleitet. Die groben Fibrillen des Achsencylinders stehen sowohl in dem Mediannerven als besonders in dem Schlundring in direktem Zusammenhang mit den Fäserchen der Nervenfaserscheide. Diese letztere stellt nur eine Modifikation des Subcuticularfasergewebes dar und unterscheidet sich von ihm nur durch ihr engeres Geflecht. Und da ja die Scheidefäserchen sich nach innen in die mit ihnen histologisch in jeder Hinsicht übereinstimmenden groben Fibrillen des Achsencylinders fortsetzen und von letzteren alle Übergänge bis zu den feinsten Fibrillen vorkommen, so stellt das ganze Spongioplasma des Achsencylinders ein den Subcuticularfasern histologisch gleichwertiges Gewebe dar, und kann daher in den Nervenfasern nicht das Leitende sein, sondern nur das Stützgerüst darstellen. Das eigentlich Nervöse ist vielmehr die vom Spongioplasma umschlossene homogene Zwischensubstanz, das Hyaloplasma. Was die Innervierung der Muskulatur anbetrifft, so zerfallen die Muskelfortsätze vor ihrem Ansatz am Längsnerven durch wiederholte Teilungen in kleinere Zweige, welche sich mit den obersten Nervenfasern der Mediannerven direkt verbinden, und zwar in der Weise, daß an der Antrittsstelle die Nervenfaserscheide gänzlich aufgelöst wird, und die Muskelsubstanz in der Form eines Zapfens mehr oder weniger weit in den Achsencylinder vorragt. Die Zapfen zerlegen sich durch fortgesetzte Spaltung in immer kleinere Stücke, bis schließlich ihr Spongioplasma sich in einzelne Fibrillen aufgefasert hat, welche von denen des Achsencylinders nicht mehr zu unterscheiden sind, so daß ein direkter Übergang des Spongioplasmas der Muskelzelle in das der Nervenfaser wahrscheinlich ist. Oft ist keine Zapfenbildung, sondern nur ein unmittelbares Herantreten des Muskelfortsatzes an den an dieser Stelle der Scheide entblößten Achsencylinder zu beobachten. Auch in diesen Fällen zeigt sich ein deutlicher Zusammenhang von

Muskel- und Nervenfaserspongioplasma. Die tiefergelegenen Nervenfasern des Mediannerven beteiligen sich entweder indirekt an der Innervation durch Abgabe von Nebenfortsätzen, welche sie mit den obersten Nervenfasern verbinden, oder direkt durch Seitenäste, welche senkrecht bis zum Innenrande der Medianlinie emporziehen und hier mit den Muskelfortsätzen verschmelzen. Gleich den Nervenfasern können auch die zwischen sie eingeschlossenen Ganglienzellen durch aufsteigende Fortsätze mit den Muskelfasern in unmittelbaren Zusammenhang treten.

Kurz nach dieser Schilderung erschien APÁTHYS kurze Darstellung, die in eine Arbeit über die Muskelfasern von *Ascaris* eingestreut ist, und die deshalb von besonderem Interesse ist, weil sie eine der ersten näheren Schilderungen von APÁTHYS Neurofibrillenlehre darstellt. Dort heißt es über den feineren Bau der Nerven und ihre Verbindung mit der Muskulatur: »Nun muß ich, obwohl ich mich hier so weit als möglich der Schilderung des Nervensystems von *Ascaris* enthalten will, zu allererst betonen, daß ich den Schlundring in meinen Präparaten, im Gegensatz zu ROHDES Anschauung, lediglich aus einer Anzahl circulär gerichteter Fibrillenbündel bestehend gefunden habe, deren einzelne Fibrillen, obwohl sie ziemlich wellig verlaufen, und deshalb stellenweise aus dem Schnitt verschwinden, um aber in dem nächstfolgenden aufgefunden zu werden, eine zweifellose Individualität und Kontinuierlichkeit bezeugen. Sie sind ziemlich dünn, jedoch sehr scharf und dunkel gezeichnet.« Mehrere (die meisten) Bündel von Primitivfibrillen biegen ventralwärts, andre dorsalwärts und einige seitwärts ab, um in die entsprechenden Längswülste einzutreten und hier mit der größten Anzahl ihrer Primitivfibrillen einen weiteren longitudinalen Verlauf anzunehmen. Nunmehr erscheinen die aus dem Schlundring herausgetretenen Fibrillenbündel in den folgenden Schnitten in den Querschnitten der betreffenden Nerven. Die Primitivfibrillen, welche in diese eingehen, vereinigen sich vorläufig zu mehreren, und deshalb erscheinen die Querschnitte der Primitivfibrillen in den Längsnerven als größere, stark glänzende, dunkle Punkte, als es den einzelnen Primitivfibrillen des Schlundringes wie man sich auf Längsschnitten durch das vordere Körperende überzeugen kann, entsprechen würde. Eine Anzahl der Primitivfibrillen der aus dem Schlundring herausgetretenen Bündel trennt sich von den andern, biegt zuvörderst nicht um, sondern geht durch den betreffenden Längswulst schon in der Höhe des Schlundringes in die Subcuticula hinein. Meist vereinigen sich dann in der Subcuticula mehrere solche leitende Primitivfibrillen, biegen seitwärts

um und bilden so eine dickere circuläre Subcuticularfaser. Wieder andre, meist ganz schwache Primitivfibrillenbündel biegen direkt in einen dem Schlundring angelegten Markbeutel oder Markbeutelfortsatz ein. Hier werden sie zu jenen Fibrillen, deren Verlauf wir bis in ihre Endästchen, welche die Mittelfibrillen der Muskelrinde sind, geschildert haben.« Und weiterhin: »Durch das Mitgeteilte ist aber auch ein direkter Übergang von Subcuticularfasern herstellenden Elementarfibrillen in die der leitenden Primitivfibrillen des Schlundringes bewiesen. Anderseits sah ich wiederholt, besonders im vorderen Körperteile, daß starke Subcuticularfasern, z. B. Circulärfasern, in einen der Seitenwülste eintretend, Ganglienzellen zugeeilt sind. In der Nähe derselben angekommen, strahlten die sie bildenden feineren Primitivfibrillen, vielleicht schon die Elementarfibrillen, trichterförmig auseinander, nahmen die Ganglienzelle in ihre Öffnung, und umgaben sie ganz in der Weise, wie ich es bei Hirudineen wiederholt geschildert habe. — Auf die Tatsache, daß die Markbeutelfortsätze auch in tieferen Körpergegenden leitende Primitivfibrillen den Muskeln zuführen, und daß sie diese größtenteils von den Längsnerven der Medianwülste her bekommen, will ich diesmal nach dem obigen nicht mehr näher eingehen. Der Übergang der leitenden Primitivfibrillen jener Nerven in die Fibrillen der Markbeutelfortsätze, welche in ihren verjüngten Abschnitten ganz den Charakter der Nerven meines bündelförmigen Typus besitzen, um weiter gegen den Markbeutel zu mehr in den röhrenförmigen überzugehen, ist ebenfalls direkt nachzuweisen: Bütschlis frühere Vermutungen sind also in dieser Hinsicht vollkommen bestätigt. Die in den Fortsatz eingelenkten Primitivfibrillen der Nerven werden nicht selten sofort zu einer einheitlichen dicken Fibrille zusammengedrängt, welche anfangs eine solide Achse des Fortsatzes bildet. Später löst sich diese Achse wieder in dünnere Fibrillen auf, was auf Schnittserien unschwer zu kontrollieren ist.« Das Verhalten der Primitivfibrillen innerhalb der Muskelfasern ist folgendes: »Die in unsern Schnitten so scharf gezeichneten Fibrillenstämme verästeln sich nun im Mark der Muskelfasern in verschiedener Weise und gehen verschiedene Verbindungen mit andern Fibrillen desselben Charakters ein. Oft setzt ein mittelstarker, etwa $^1/_2$—1 μ dicker Stamm den ganzen Markraum des Querschnittbildes der Muskelfaser in schräger Richtung durch, wobei er, wenn er nicht ganz in der Ebene des Schnittes liegt, wenigstens aus den nächst benachbarten Schnitten der Serie sicher zu einem ununterbrochenen Ganzen zu ergänzen ist. Die feinen Endästchen dieser Fibrillen oder ihrer seitlichen

Zweige begeben sich immer in radiärer Richtung in je einen Zwischenraum der contractilen Leisten und bilden so die schon erwähnten radiären Mittelfibrillen der Zwischenleiste der Rinde.

An diesen Endästchen befinden sich meist eine oder mehrere Verdickungen. Die Verdickungen entsprechen jenen, welche man in den Längsschnitten in den Mittelfibrillen, an den longitudinalen Mittelfibrillen, den Zwischenleisten der Rinde, die ganz denselben Charakter wie die Endästchen, die radiären Mittelfibrillen, besitzen, nur noch etwas feiner sind, wahrnimmt. Auch an dem peripheren Ende des Endästchens befindet sich oft eine kleine Verdickung, oder es scheint mit einem deutlichen Pünktchen, ohne sich zu verjüngen oder zu verdicken, zu enden. In besonders günstigen Fällen glaube ich bemerkt zu haben, daß das Endpünktchen bei Heben oder Senken des Tubus trotz des Verschwindens des Ästchens selbst, im mikroskopischen Bilde in unveränderter Lage verblieb. Demnach ist das scheinbare periphere Ende des Ästchens an den Seitenflächen der Muskelfaser — denn an der äußeren Kante derselben endigen sie nicht einmal scheinbar an der Außengrenze der contractilen Rinde — bloß die Umbiegungsstelle, wo die radiäre Mittelfibrille in die longitudinal gerichtete Mittelfibrille übergeht; und auch die Verdickungen sind Stellen, wo sich die longitudinalen und radiären Mittelfibrillen treffen oder wo sie ineinander übergehen bzw. miteinander durch die Perifibrillärsubstanz verkittet werden, welche an diesen so dünnen Primitivfibrillen in situ anderswo kaum nachzuweisen ist.

Anders verhalten sich die radiären Endverzweigungen der im Marke verlaufenden und sich verästelnden Fibrillen, kurz bezeichnet die radiären Mittelfibrillen, auf der äußeren Kante der Muskelfaser. Hier sind sie meist etwas stärker als auf den Seiten; sie passieren alle die Außengrenze der contractilen Rinde, nachdem sie, wie es scheint, wenigstens eine Elementarfibrille als longitudinale Zwischenfibrille rechtwinkelig abgegeben haben. Sie begeben sich bald in gerader Linie, radiär oder schräg, bald seitwärts umgebogen, in die Subcuticularschicht hinein, wo sie meist als deutliche Fibrillen eine Strecke weit zu verfolgen sind, um bald mit einer starken Circularfibrille der Subcuticula zu verschmelzen, oder sich mit einer feineren Fibrille der Subcuticula zu vereinigen, welche dann ihrerseits, mit mehreren gleichen Fibrillen vereinigt eine stärkere Subcuticularfaser zusammenzustellen hilft. Gelegentlich ist die aus der Rinde herausgetretene radiäre Zwischenfibrille nicht weiter zu verfolgen, sie hört im Schnitt plötzlich auf;

offenbar hat sie sich in diesem Fall anstatt seitwärts, nach oben und unten umgebogen und wurde durchschnitten. Oft sieht man dagegen an einer Kante der Muskelfaser, oder auch gleichzeitig an beiden, die aus der Rinde herausgetretenen radiären Mittelfibrillen, schräg nach außen gerichtet, konvergieren, sich zu einem konisch ausgezogenen Bündel vereinigen, welches sich zu einer stärkeren Faser verdichtet und sich als Circulärfaser der Subcuticula fortsetzt.«

Ich habe APÁTHYS Darstellung wörtlich wiedergegeben, weil wir uns mit ihr werden oft befassen müssen und weil sie, abgesehen von den unberücksichtigten Ganglienzellen, die Quintessenz der Neurofibrillenlehre in Anwendung auf ein einfaches Nervensystem enthält[1]. Auf eine wenig glückliche Antwort ROHDES (1894) auf diese Darstellung, veröffentlichte APÁTHY (1894) nochmals eine Darstellung des Verhaltens der Primitivfibrillen zur Muskulatur mit Abbildungen, die alle Verhältnisse innerhalb der Muskelfasern erläutern, das Verhalten zum Nervensystem aber ganz unberücksichtigt lassen. In APÁTHYS großer Hirudineenarbeit ist endlich von *Ascaris* nur sehr wenig die Rede.

Über den feineren Bau der radiär gestreiften Ganglienzellen von *Ascaris* handelt noch eine kurze Mitteilung von GOLDSCHMIDT (1903), deren Inhalt aber im folgenden noch eingehender behandelt wird[2].

I. Teil. Topographie.

1. Übersicht des Baues des Vorderendes von Ascaris.

Der folgenden Darstellung der Topographie liegt als Objekt ausschließlich *Ascaris lumbricoides* zugrunde, welche kleinere Form wieder gewählt wurde, weil sie für die meisten histologischen Fragen sich günstiger erweist als die größere *A. megalocephala*. Im Prinzip unter-

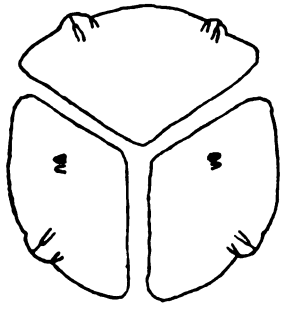
[1] In einem gegen eine kurze vorläufige Mitteilung zu dieser Arbeit gerichteten polemischen Aufsatz schreibt APÁTHY, daß er »nie und nirgends eine Darstellung des feineren Baues des *Ascaris*-Nervensystems gegeben« habe. Wieviel Berechtigung diese Verwahrung hat, derentwegen er, wie er besonders betont, die Feder ergreift, ist aus vorstehendem Zitat zu ersehen.

[2] Während des Druckes dieser Arbeit erschien in den Petersburger Akademieberichten eine vorläufige Mitteilung von DEINEKA über das *Ascaris*-Nervensystem. Eine genaue Besprechung von dessen Resultaten muß bis zum Erscheinen der ausführlichen Arbeit verschoben werden. Enthält sie das gleiche wie jene Mitteilung, so ist er in eine schier unglaubliche Serie von Irrtümern verfallen, indem er alles, was sich nach intravitaler Methylenbauinjektion bläute, als Teile des Nervensystems beschrieb, und zwar Bestandteile so ziemlich aller andrer Organsysteme.

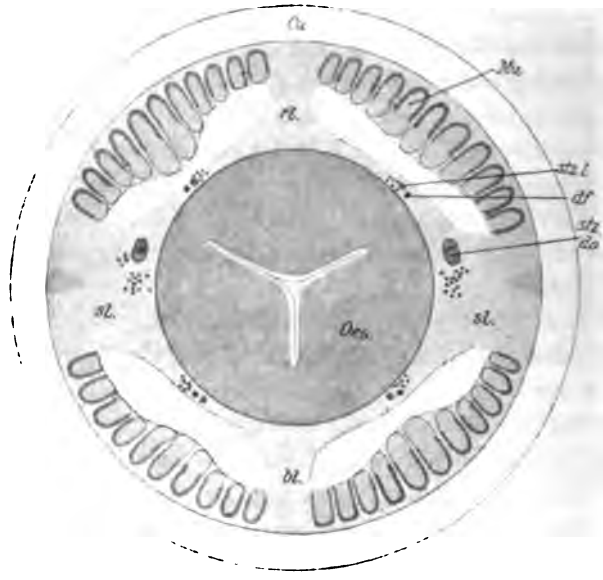
scheidet sich das Nervensystem bei beiden Formen gar nicht, indem dieselben Ganglienzellen und Nervenfasern vorhanden sind. Ein Unterschied besteht nur in der bedeutenderen Größe der Elemente bei *Ascaris megalocephala*, was für manche Untersuchungen vorteilhaft, für andre ein Nachteil ist. Im zweiten und dritten Teil dieser Untersuchung wird dann mehr auf die größere Form zurückgegriffen werden. Das Nervensystem unsres Wurmes besteht aus 1) dem Centralorgan, 2) den Längsnerven des Körpers, 3) einem Spezialcentrum für das Hinterende des Körpers, 4) den sensiblen Nerven mit den Sinnesorganen. Außerdem gehört in den Bereich einer Besprechung des Nervensystems auch die Innervierung der Muskulatur. Mir kam es in vorliegender Arbeit darauf an, ein einfach gebautes Centralorgan möglichst vollständig kennen zu lernen. Dazu ist es aber auch nötig, einmal die sensiblen Bahnen zu kennen, die zum Centrum führen, und sodann die abgehenden motorischen Nerven bis zum Muskel zu verfolgen. Das im Vorderende des Körpers gelegene Centralnervensystem von *Ascaris* nimmt nun nur die von den Sinnesorganen des Vorderendes kommenden sensiblen Nerven auf, so daß für diesen Teil der Aufgabe das Studium des Baues des Vorderendes genügt. Ferner gehen vom Centralorgan sämtliche motorische Nerven des Körpers aus, die dadurch ausgezeichnet sind, daß sie sich in bezug auf Innervierung der Muskulatur und gegenseitige Verbindungen in ihrem ganzen Verlauf gleich verhalten, so daß das Studium eines kleinen Teiles ein Bild des ganzen gibt. Wir werden demgemäß im folgenden nur die im vordersten Ende des Tieres gelegenen Teile des Nervensystems, d. i. Centralorgan, sensibles Nervensystem des Kopfes und den vordersten Abschnitt der motorischen Bahnen zu behandeln haben.

Bevor wir zur topographischen Schilderung des Nervensystems übergehen, müssen wir aber kurz den Anteil der einzelnen Organsysteme am Aufbau des Vorderendes von *Ascaris* schildern. Bekanntlich verjüngt sich das vordere Ende des drehrunden Wurmes beträchtlich zu einem spitz zulaufenden Kegel, dessen uns hier interessierender Teil etwa 1 cm lang ist. An der Spitze liegt der terminale Mund, der von drei Gewebswülsten umstellt ist, den Lippen. Eine unpaare liegt dorsal, zwei paarige ventral. Sie sind durch eine Einschnürung vom Körper abgesetzt und in ihrem Innern aus einigen wenigen merkwürdig umgebildeten Zellen aufgebaut, wie ich das früher (1903) ausführlich dargestellt habe. Auf ihnen liegen die Hauptsinnesorgane des Körpers, die Lippenpapillen, Hautsinnesorgane von charakteristischem Bau und regelmäßiger Anordnung. Die Oberlippe besitzt jederseits

eine Papille, die zwei verschieden gebaute Sinnesorgane enthält, jede Unterlippe in entsprechender Lage ein gleiches Organ. Außerdem findet sich in jeder Unterlippe ganz vorn ein weiteres solches Doppelorgan, wie aus Textfig. *A* hervorgeht, die die drei Lippen von der Fläche gesehen darstellt. Die Lippen sind wie der ganze Körper von einer dicken Cuticula überzogen, die die äußerste Schicht des Körpers darstellt. Unter ihr liegt die sogenannte Subcuticula, die zu einem eigenartigen Syncytium umgewandelte Epidermis, von der wir später mehr hören werden. Dorsal, ventral und lateral erhebt sich diese zu in den Körper vorspringenden Wülsten, die wohl richtiger als von der Epidermis aufgelagerten mesodermalen Massen gebildet angesehen werden, den Rücken-, Bauch- und Seitenlinien, deren von dem im übrigen Körper abweichendes Verhalten im Vorderende wir weiter unten



Textfig. *A*.



Textfig. *B*.

besprechen werden. Einwärts von der Epidermis folgt die Muskulatur, die durch die vier Längslinien in ebenso viele Felder geteilt wird. Sie wird aus einer Lage parallel nebeneinander stehender lang

spindelförmiger Muskelzellen gebildet. In der Achse wird das Vorderende von dem cylindrischen Oesophagus durchzogen. Zwischen ihm und der Muskulatur findet sich ein von Flüssigkeit erfüllter Spaltraum, die sog. Leibeshöhle, die aber nicht als eine solche aufzufassen ist.

Textfig. *C*.

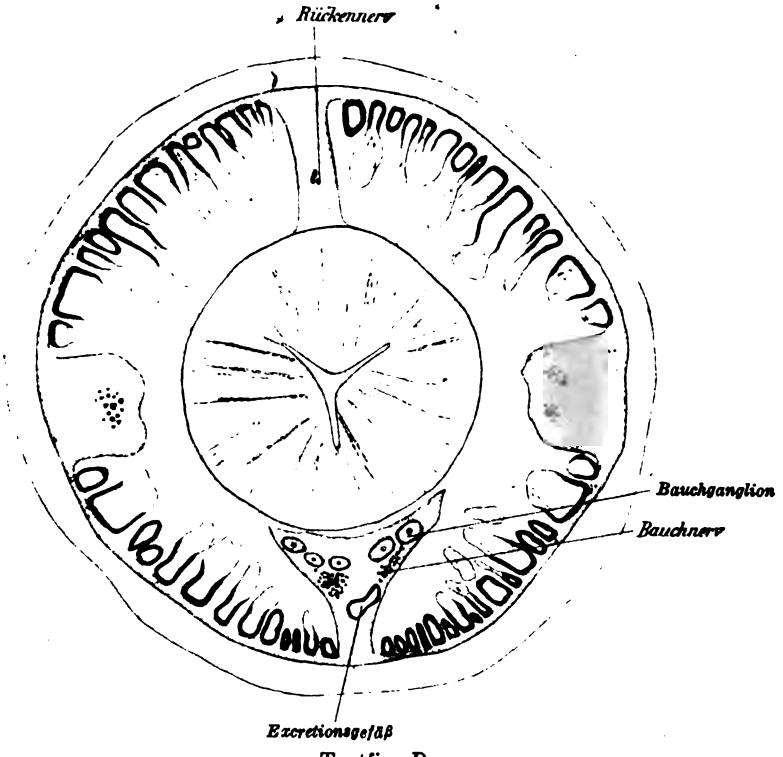
Etwa 2 mm vom Vorderende entfernt liegen die Centralorgane des Nervensystems. Vor und kurz hinter ihnen zeigen die Körperlinien einige bemerkenswerte Besonderheiten. Während sie sonst nicht zum Darmkanal heranreichen, sondern frei in die »Leibeshöhle« vorspringen, reichen sie von hier bis zum Vorderende, zum Oesophagus, heran und sind durch mesodermale Gewebspartien um den Oesophagus herum miteinander verbunden. Es ist dies auf dem Querschnitt Textfig. *B* zu

erkennen, ferner in der noch oft heranzuziehenden Fig. 13, die das Vorderende von *Ascaris* darstellt, das zwischen der rechten Seitenlinie und der Rückenlinie der Länge nach aufgeschnitten und nach Herausnahme des Oesophagus ausgebreitet wurde. Hier sieht man vorn eine Gewebspartie *gw* wie einen Vorhang ausgespannt, die die Körperlinien miteinander verbindet. Sie schließt hinten mit der Hauptcommissur, dem Nervenring, ab. Ventral setzt sich dieses Gewebe aber nach hinten fort und bildet eine schon BÜTSCHLI bekannte zweischenkelige Gewebsbrücke, die Bauch und Seitenlinie miteinander verbindet. Wir unterscheiden an ihr einen vorderen zarteren Teil, der von dem Nervenring jederseits durch ein ovales Fenster getrennt ist und einen hinteren strafferen, der sich jederseits breit an die Seitenlinien ansetzt. Beide werden in der ventralen Mittellinie durch ein großes, etwa dreieckiges Fenster getrennt, zwischen dem und dem bogenförmig abschließenden hinteren Rand der Brücke so eine weitere schmale Brücke zustande kommt. Die ganze Brücke enthält charakteristische Verästelungen des Excretionskanals, wie ich früher (1906) schilderte, die auch in Textfig. *C* (S. 87) zu sehen sind. An den beiden vorderen Schenkeln der Brücke verlaufen die beiden paarigen Ausführgänge dieses Organs und vereinigen sich in der Mittellinie zu dem die Bauchlinie schräg durchsetzenden unpaaren Ausführgang, der mit dem Porus excretorius mündet.

2. Topographie des Nervensystems.

Das Nervensystem benutzt als Lagerstätte einmal Subcuticula und Körperlinien, sodann die verschiedenen erwähnten Gewebebrücken. Seine Einlagerung in diese Teile ist aber eine sonst im Tierreich wohl nie vorkommende. Es bildet nämlich keine einheitliche Masse, ließe sich also niemals im Zusammenhang herauspräparieren, sondern ist auch grobmorphologisch in seine einzelnen Komponenten aufgelöst. Die Nervenfasern sind nur in den großen Längsstämmen und Comissuren zu Bündeln vereint, die dem übrigen Gewebe als eine Einheit gegenüber treten. Vielfach verläuft aber jede einzelne Nervenfaser für sich im umgebenden Gewebe, auch wenn sie peripher oder central zu einem einheitlichen Bündel vereinigt sind. Diese Eigentümlichkeit erschwert einigermaßen eine topographische Schilderung des Baues des Nervensystems wenigstens in bezug auf die Ganglien, die in einzelne mehr oder weniger deutlich getrennte Gruppen einzelner Ganglienzellen zerlegt sind. Man kann aber innerhalb solcher größeren Gruppen wieder kleinere zusammenfassen nach Herkunft und Schicksal der zu den betreffenden Ganglienzellen gehörigen Nervenfasern. Auf diese Weise erhält

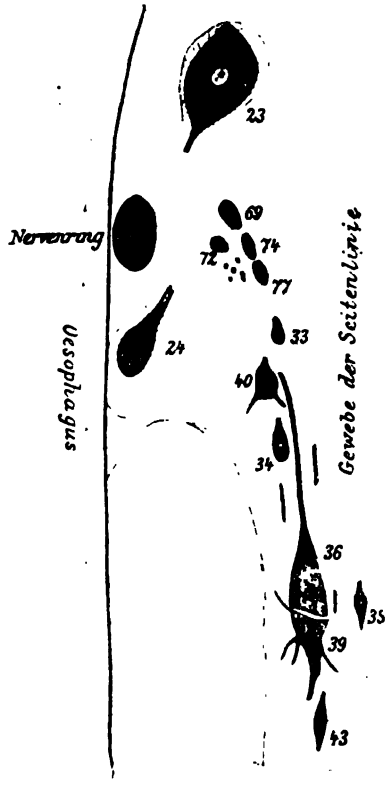
man ein Schema des Nervensystems, wie es in Fig. 1, Taf. II wiedergegeben ist. Bei der außerordentlich geringen Zahl von Ganglienzellen, die an dem Aufbau des *Ascaris*-Nervensystems teilnehmen, ist es dabei möglich, daß für eine einzelne oder zwei Ganglienzellen ein Ganglion statuiert werden muß, ebenso wie ein Nerv nur aus einer einzigen Nervenfaser bestehen kann. Fig. 1 stellt das Vorderende von *Ascaris* mit dem blau eingetragenen Nervensystem dar; die Ganglien sind dunkler getönt. Die wiedergegebene Form der Ganglien ist natürlich, da keine richtigen geschlossenen Ganglienknötchen existieren, stark schematisch.



Textfig. *D*.

Das centrale Organ des Nervensystems, um das sich alles gruppiert, ist der sog. Nervenring, der früher für das eigentliche nervöse Centrum gehalten wurde, sich aber als eine große Commissur erwies, die Commissura cephalica, wie wir sie mit Looss nennen wollen. Sie umgibt als geschlossener Ring den Oesophagus, ihm dicht anliegend. Hinter ihm liegt auf der Bauchseite das größte und auch das einzige wahrhaft einheitliche Ganglion, das Bauchganglion oder Ganglion cepha-

licum ventrale, das mit zwei annähernd symmetrischen Schenkeln ventral dem Oesophagus aufliegt und hier die beiden die Excretionsgefäße nach vorn führenden Schenkel der beschriebenen Gewebsbrücken einnimmt. Seine Lage im Körper ist auch aus dem Querschnitt Textfig. *D* ersichtlich. Nächst ihm erscheint als eine bedeutende Ganglienmasse die Gruppe von Ganglienzellen, die in der Seitenlinie vor, neben und hinter dem Nervenring sich findet und bisher als Lateralganglion bezeichnet wurde, das wir aber seiner heterogenen Zusammensetzung wegen in mehrere Ganglien auflösen müssen. Sie sind sämtlich der Seitenlinie eingelagert, wie ein durch diese geführter Längsschnitt, Textfig. *E*, zeigt, der auch erkennen läßt, daß im Präparat die Trennung der einzelnen Ganglien nicht direkt durchführbar ist. Wir unterscheiden zunächst eine der Commissura cephalica direkt jederseits ansitzende Gruppe von Ganglienzellen als Ganglion cephalicum laterale internum. Es hat einen Abschnitt vor und einen hinter der Commissura cephalica, und von diesem letzteren ist ein besonderes kleines Ganglion abgegliedert, das Ganglion cephalicum laterale internum posterius. Während diese Ganglien in der Seitenlinie dem Oesophagus genähert liegen, findet sich ein weiteres schon mehr nach außen, ebenfalls auf der Höhe der Commissura cephalica liegend, das Ganglion nervi papillaris lateralis majoris. Die hinter diesem folgenden drei in ihrem morphologischen Aufbau sehr ungleichen Lateralganglien sind der Seitenlinie bereits da eingelagert, wo sie hinter der Commissura cephalica nicht mehr bis zum Oesophagus heranreicht. Es ist das kleine Ganglion cephalicum laterale externum anterius, das größere Ganglion cephalicum laterale



Textfig. *E*.

Die schräg stehenden Zahlen bedeuten die Numerierung der Ganglienzellen, s. u.

externum mediale und das sehr kleine Ganglion cephalicum laterale externum posterius. Gegenüber dem ventralen Hauptganglion liegt der Commissura cephalica, da wo die Rückenlinie zum Oesophagus heranreicht, dicht an das unpaare kleine Ganglion cephalicum dorsale, und jederseits dicht hinter der Commissura cephalica findet sich mitten zwischen Rücken- und Seitenlinie das sehr kleine Ganglion cephalicum subdorsale. Schließlich haben wir noch als zum Centralnervensystem hinzugehörig die nahe vor dem Nervenring in dem den Oesophagus umgebenden Gewebe gelegenen Ganglien der Papillennerven zu nennen, die im Bereich der Seitenlinien liegenden Ganglia nervi papillaris lateralis minoris, und die zwischen Rücken- bzw. Bauch- und Seitenlinie gelegenen Ganglia nervi papillaris subdorsalis und subventralis jeder Seite. In dem Schema ist schließlich noch das im Verlauf des Bauchnerven gelegene Ganglion ventrale I eingetragen, das als vorderstes und umfangreichstes peripherisches Ganglion hier noch mitbetrachtet wird.

Diese Ganglien stehen untereinander und mit den Körpernerven durch ein kompliziertes Commissurensystem in Verbindung, dessen Centrum, die Commissura cephalica, wir bereits kennen lernten. Es wurde auch bereits erwähnt, daß diese früher als das eigentliche nervöse Centralorgan betrachtet wurde, und zwar geschah dies deshalb, weil von ihr aus die Hauptnervenstämme des Körpers abgehen, die wir zuerst betrachten wollen. In der ventralen Mittellinie entspringt der mächtigste aller Nerven, der Bauchnerv oder Nervus ventralis, der vom Oesophagus aus zunächst schräg nach außen, d. i. ventral, verläuft, um dann, der Bauchlinie eingelagert, geradeswegs nach hinten zu ziehen. Wie die Abbildung auch zeigt, liegt er ventralwärts vom Ganglion cephalicum ventrale. Er ist der wichtigste motorische Nerv des Körpers. Ihm gegenüber tritt dorsal aus dem Schlundring, wieder nach außen, also dorsal vom Ganglion cephalicum dorsalis gelegen, der Rückennerv aus, der Nervus dorsalis, der ebenso in der Rückenlinie nach hinten zieht und der motorische Nerv der dorsalen Körperhälfte ist. Er ist viel schwächer als der Bauchnerv. Ferner entspringt in der ventralen Mittellinie dicht neben dem Ursprung des Nervus ventralis ein Paar kleiner Nerven, die Nervi subventrales, die in einem Arkadenbogen die Bauchlinie durchsetzen, in die Hypodermis eintreten und lateralwärts verlaufen, um, in der Nähe der Seitenlinie angelangt, nach hinten umzubiegen und geradeswegs nach rückwärts zu verlaufen. Sie sind auch in Fig. 28 zu erkennen, wenn auch nur in ihrem

ersten bogenförmigen Verlauf. Sie erscheinen in einem solchen Flächenpräparat als ungefärbte Stränge. Ein ihnen entsprechendes Nervenpaar gehört der dorsalen Körperhälfte an, die Nervi subdorsales. Sie entspringen ebenfalls direkt aus der Commissura cephalica, aber genau lateral innerhalb der Seitenlinie, die sie in einem sehr spitzen Bogen durchsetzen und in der Hypodermis dorsalwärts ziehen, um in der entsprechenden Entfernung von der Seitenlinie wieder nach hinten umzubiegen. Der weitere Verlauf dieser vier Nerven, die ebenfalls motorisch sind, ist innerhalb der Subcuticula. Man hat von besonderen Sublaterallinien gesprochen, in denen sie verlaufen, eine Erhebung der Hautschicht zu einer den lateralen und medialen Körperlinien entsprechenden Bildung findet aber nicht statt.

Auch vorn entspringen von dem Nervenring noch ein paar Nerven, die erwähnten Nervi papillares, in deren Verlauf dicht beim Nervenring je ein Ganglion eingeschaltet ist; ein Paar entspringt subdorsal, eines subventral und eines lateral, letzteres als Nervus papillaris lateralis minor bezeichnet. Sie ziehen geradenwegs nach vorn zu den Lippenpapillen und sind rein sensibler Natur. Den Längsnerven ist schließlich noch ein Nerv zuzuzählen, der in der Seitenlinie an ihrem inneren Rand in der Nähe des Excretionsgefäßes verläuft, der Nervus lateralis, der aber nicht direkt aus der Kopfcommissur entspringt, sondern mit doppelter Wurzel aus den Ganglia cephalica lateralia externa anterius und mediale seinen Ursprung nimmt, ein ziemlich schmächtiges Nervenbündel.

Wenn wir uns nunmehr dem Commissurensystem zuwenden, so haben wir zunächst solche zu erwähnen, die die Längsnerven miteinander verbinden. Ventral- und Dorsalnerv sind in ihrem ganzen Verlauf durch ein sich rechts und links asymmetrisch verhaltendes Commissurensystem verbunden, von dem aber nur die beiden vordersten in den Bereich unsrer Untersuchungen fallen. Die Commissura ventrodorsalis I. besteht in einem Nerven, der als Fortsetzung des Bauchnerven nach vorn über den Nervenring hinausläuft, in der Bauchlinie etwa halbwegs zur Lippenbasis verläuft, dann rechtwinkelig nach rechts umbiegt und in der Hypodermis im Halbkreis sich zur Dorsalseite wendet, hier wieder im rechten Winkel umbiegt und in der Rückenlinie sich rückwärts, am Nervenring vorbei, zum Rückennerven begibt. In Fig. 13 schimmert diese Commissur ebenfalls als heller Strang durch. Eine zu ihr symmetrische Commissur der linken Seite, die Hesse angibt, existiert nicht. Die Commissura ventrodorsalis II. verbindet Rücken- und Bauchnerv kurz vor dem ersten Ganglion des letzteren

und zieht in der Subcuticula der linken Seite, natürlich die Seitenlinie durchsetzend, wieder im Halbkreis vom Bauch- zum Rückennerv.

Eine weitere Commissur stellt eine direkte Verbindung zwischen Nervenring und Rückennerv her, die Commissura ventrodorsalis obliqua, wie ich sie ihres charakteristischen Verlaufes wegen nennen möchte. Sie entspringt mit dem Bauchnerv zusammen von dem Nervenring, tritt dann auf die oftmals erwähnte Gewebsbrücke über, verläuft hier zwischen den Zellen des rechten Schenkels des Ganglion cephalicum ventrale hindurch schräg nach hinten, durchsetzt schräg die Seitenlinie und tritt jetzt erst in die Subcuticula ein, um in ihr zum Dorsalnerv aufzusteigen. Auch von dieser Commissur ist in Fig. 13 ein Stück zu sehen. Sie hat vielleicht zu der in allen bisherigen Schilderungen sich findenden Verbindung zwischen Bauch- und Seitenganglion, die nicht existiert, Anlaß gegeben, vielleicht liegt dem aber auch ein später zu besprechendes besonderes Verhalten einer Ganglienzelle des Bauchganglion zugrunde. — Dieser Commissur ist eine weitere zur Seite zu stellen, die vor dem Nervenring, und zwar rechts und links symmetrisch, Bauch- und Rückenseite verbindet, die Commissura ventro-dorsalis anterior. Sie entspringt vom Nervenring ventral, gemeinsam mit der gleich zu besprechenden größten Commissur, tritt mit dieser, die Bauchlinie durchsetzend, in die Subcuticula und verläuft mit ihr halbwegs bis zur Seitenlinie (Fig. 1, 13), schwenkt dann schräg nach vorn ab, durchsetzt die Seitenlinie und verläuft in der Subcuticula auf beiden Seiten in derselben Querschnittsebene zur Rückenlinie, biegt hier rechtwinkelig nach hinten um und gelangt am Nervenring vorbei in den Rückennerv.

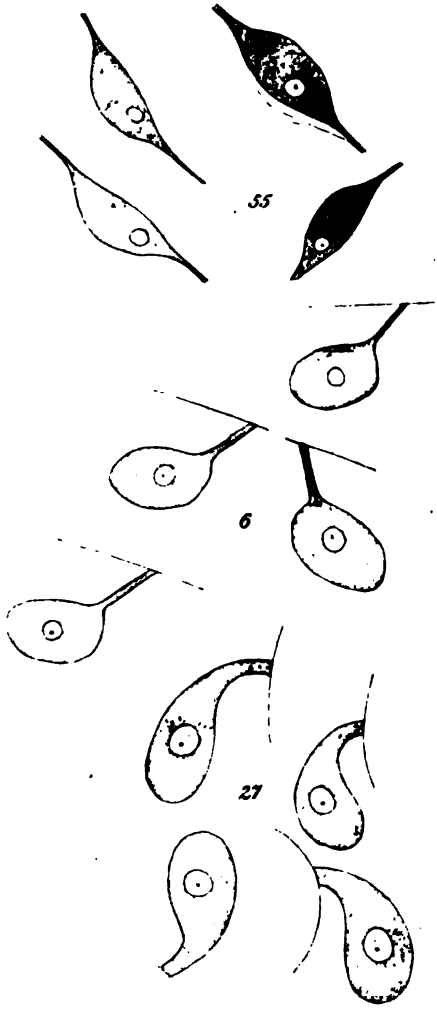
Die Centralorgane stehen untereinander und mit den peripheren Nerven vor allem durch die Hauptcommissur des Körpers, den Nervenring oder die Commissura cephalica in Verbindung. Nächst ihr kommt die Hauptbedeutung einer Commissur zu, die auf gleicher Höhe wie der Nervenring, aber innerhalb der Subcuticula verläuft. Es ist dies die Commissura cephalica ventrolateralis. Sie beginnt in der Seitenlinie mit dreifacher Wurzel. Ihre Hauptfasermasse kommt vom Ganglion nervi papillaris lateralis majoris, von dem ihr die gesamten Fasern des großen seitlichen Papillennervs zugeführt werden. Ein weiterer Stamm führt ihr Fasern vom Ganglion cephalicum laterale externum anterius zu, und ein dritter kommt vom Ganglion cephalicum laterale internum posterius. Die Gesamtheit dieser Fasern führt die Commissur im Bogen als breite Fasermasse, durch die Subcuticula verlaufend, wie Fig. 13 schön zeigt, zur Ursprungsstelle des Bauchnerven

aus dem Nervenring. Schließlich besteht noch eine sehr zarte Verbindung der Seitenganglien mit dem Bauchnerv, die Commissura cephalica ventrolateralis posterior, die das Ganglion cephalicum laterale externum posterius mit dem Bauchnerven verbindet, und zwar auf beiden Seiten symmetrisch, mit Verlauf innerhalb der Subcuticula. Zur Vervollständigung des Bildes sind schließlich noch einige Nerven zu nennen, die die verschiedenen Gangliengruppen des Lateralganglion untereinander und mit den Commissuren verbinden. Da ist ein starker Nervenstamm, der das Ganglion cephalicum laterale externum mediale mit dem Nervenring verbindet; von ihm zweigt ein kleiner Nerv ab, der die Halspapille versorgt; ferner ein zarter Nerv, der von dem gleichen Ganglion zum Ganglion cephalicum laterale externum posterius zieht. Ein dritter bildet die eine Wurzel des Lateralnerven, dessen andre Wurzel vom Ganglion cephalicum laterale externum naterius kommt. Schließlich verbindet ein sehr feiner Nervenfaden jederseits das Ganglion cephalicum laterale externum anterius mit der Commissura ventrodorsalis II. bzw. Commissura ventrodorsalis obliqua (Fig. 1).

II. Teil. Mikroskopische Anatomie.

In diesem Abschnitt soll der feinere Bau des Nervensystems unabhängig von der histologischen Struktur seiner Komponenten besprochen werden. Diese sind Ganglienzellen und Nervenfasern. Ein drittes Element, wie es in den neueren Arbeiten über Nervenanatomie seinen Spuk treibt, ein Neuropil, diffuses Elementargitter, nervöses Grau, gibt es hier sicher nicht. Wie schon in der Einleitung betont wurde, liegt bei *Ascaris* die wohl einzig dastehende Möglichkeit vor, das Nervensystem vollständig zu erforschen, d. h. jede Ganglienzelle, jede Nervenfaser und fast jede Verbindung zwischen beiden kennen zu lernen, eine Forderung, die ich nahezu zu erfüllen imstande bin. Die Voraussetzung dazu ist eine völlige Konstanz der Einzelkomponenten des Nervensystems, und sie ist in der Tat bei *Ascaris* verwirklicht. Ich habe niemals in meinen zahllosen, nach den verschiedensten Methoden hergestellten Präparaten eine Ganglienzelle oder Nervenfaser vermißt oder eine mehr gefunden. Ich fand ebenso niemals eine Zelle oder eine Verbindung in andrer Form oder andrer Lage vor als es typisch ist. Eine Ausnahme machen nur die Zellen und Fasern, die durch den Kontraktionsgrad des Körpers beeinflußt werden können und so bald verkürzt, bald gedehnt erscheinen. Natürlich muß

man auch lernen, Schrumpfungen, die bei einigen Zelltypen gern bei der Konservierung eintreten, als solche zu erkennen. Bei den kleineren Zellen fallen aber diese Punkte alle weg, und sie zeigen uns besonders deutlich die Konstanz der Form und Lage. Es sei dies gleich hier von vornherein an einem Beispiel illustriert. Textfig. *F* zeigt uns drei solche Ganglienzellen, die wir weiterhin als Zelle 27, 6 und 55 kennen lernen werden. Von jeder Zelle sind vier verschiedene Exemplare dargestellt, die teils der linken, teils der rechten Körperhälfte entstammen, alle vier aus verschiedenen Präparaten entnommen sind, und zwar Totalpräparaten wie Schnitten, von Zelle 55 sogar eine nach der lebenden Zelle dargestellt. Die verschiedene Größe hängt mit der Größe der betreffenden Tiere zusammen, auf die keine Rücksicht genommen wurde. Die mit dem Zeichenapparat angefertigten Skizzen zeigen besser als Worte die außerordentliche Konstanz der Form, die sich z. B. bei der Zelle 55 auf die für sie charakteristische Lage des Kernes, bei 6 auf den Winkel, in dem ihr Nervenfortsatz zum Nervenring tritt, erstreckt. Eine zweite Voraussetzung für eine derartige Erforschung eines Nervensystems, wie sie hier versucht wird, ist eine geringe Zahl von Komponenten, eine genügende Größe und Entfernung der einzelnen Teile voneinander. Auch dies trifft bei *Ascaris* zu, besteht doch das ganze hier behandelte Centralnervensystem aus 162 Ganglienzellen und enthalten die meisten



Textfig. *F*.

Nerven nur eine sehr geringe Zahl von Nervenfasern, die selbst mitsamt ihren Verbindungen so massig sind, daß ihr Verlauf leicht aus Schnittserien rekonstruiert werden kann.

Es sollen nun im folgenden zuerst die einzelnen Ganglien in ihrem Aufbau beschrieben werden und dann erst die Nervenstämme in ihrer Zusammensetzung, ihren Verbindungen und Beziehungen. Der erste Punkt, das Studium der Ganglienzellen, kann vollständig an guten Totalpräparaten, deren Anfertigung eingangs beschrieben wurde, ausgeführt werden. Natürlich wurden aber alle Befunde an zahlreichen Schnittserien kontrolliert.

1. Die Ganglien.

Die an dem Aufbau der Ganglien teilnehmenden Ganglienzellen sind von sehr verschiedenartigem Typus, weshalb wir der Übersichtlichkeit halber eine Einteilung vornehmen müssen. Wir werden dabei auf die histologischen Eigentümlichkeiten der Zellen keine Rücksicht nehmen, sondern nur Form, Größe und Beziehungen zu andern Teilen des Nervensystems berücksichtigen.

Als I. Gruppe seien die Centralzellen unterschieden. Sie sind die typischen Zellen des Centralorgans und mit einer Ausnahme unipolar. Sie senden stets ihren oder ihre Fortsätze zur Commissura cephalica, dem Nervenring, in den sie eintreten, ohne vorher irgendwelche Verbindung einzugehen. Die Zellen selbst stehen auch auf keinerlei andre Weise, durch Endknospen oder dergleichen, mit andern Nervenbahnen in Verbindung. Nach der Art, wie sie mit der Commissura cephalica zusammenhängen, können wir zunächst wieder zwei Gruppen unterscheiden, die direkten und die indirekten Centralzellen. Die ersteren senden ihren Nervenfortsatz oder die beiden Fortsätze auf dem nächsten Weg zum Nervenring. Der Fortsatz erscheint daher meist als ein kurzer Stiel, mit dem die Zelle am Ring befestigt ist, nur selten ist die Zelle so weit vom Ring entfernt, daß der Fortsatz als eine Nervenfaser erscheint, die von der Zelle zum Ring verläuft. Anders bei den indirekten Centralzellen. Auch sie sind sämtlich unipolar und senden ihren Fortsatz zum Nervenring. Er tritt aber niemals auf dem nächsten Wege zu diesem, sondern benutzt eine der Commissuren, um zu einem ferner gelegenen Teil des Ringes zu gelangen. Der eine Zellfortsatz ist dementsprechend von bedeutender Länge. Die Centralzellen dieser beiden Gruppen können wir dann weiterhin nach Größe und Form noch unterscheiden, und zwar haben wir unter den direkten große, mittlere und kleine. Die großen Zellen erreichen einen

Durchmesser bis 70 μ, die mittleren 30—50, und die kleinen messen höchstens 15 μ. In ihnen läßt sich eine weitere Einteilung nach der Form der Zellen durchführen: Von den großen Zellen besitzen einige, mit ihrem Fortsatz betrachtet, die Gestalt etwa eines Trichters, weshalb wir sie als chonoide Zellen einführen wollen. Sie sind nur in wenigen, aber besonders charakteristischen Zellen im Nervensystem vorhanden und stellen die größten Ganglienzellen von *Ascaris* dar. Ihre Form zeigt die Zelle 23 in Fig. 13. Ihr einer Zellfortsatz entspringt breit und massig und verjüngt sich in seinem Verlauf nur wenig. Ein weiterer Typus großer Zellen hat die Form eines Kolbens oder einer Keule. Der Körper verjüngt sich allmählich zu einem langen Fortsatz und ist bald plumper, bald schlanker. Als Beispiel für diese corynoiden Zellen dienen die Zellen 7—12 Fig. 5. Schließlich haben wir noch unter den großen direkten Zellen den Typus der Zellen, die allein von allen direkten bipolar gebaut sind. Sie hängen an ihren beiden divergierenden Fortsätzen wie ein Korb oder ein Henkelkrug, weshalb wir sie als amphoroide Zellen bezeichnen wollen (Zelle 19, 20 Fig. 3).

Unter den mittleren Zellen finden wir ebenfalls drei verschiedene Typen vor. Der eine zeichnet sich dadurch aus, daß der Zellkörper annähernd kugelrund ist und der Fortsatz unvermittelt an einem Pole entspringt; wir bezeichnen sie als lagenoide Zelle und betrachten als Typus die Zelle 26 Fig. 2. Weiterhin kommen auch hier corynoide Zellen vor, wie Zelle 18 Fig. 5 zeigt, und schließlich unterscheiden wir als dritten Typus Zellen, die nur an einem Punkt des ganzen Nervensystems auftreten, und die außer ihrem zum Nervenring tretenden Fortsatz noch eine Anzahl kurze Nebenfortsätze (Dendriten) besitzen und die nach ihrem Aussehen als aranoide Zellen bezeichnet seien (Zelle 40 Fig. 10, s. die Abb. 12 der Zelle 38).

Die kleinen Zellen schließlich können in zwei Typen geschieden werden, von denen der eine dadurch charakterisiert ist, daß die Zellen mit kurzen Stielchen direkt am Nervenring sitzen, die pyriformen Zellen (s. Zelle 1, 2, 4 Fig. 5), während die andern weiter vom Nervenring entfernten dem kolbenförmigen oder corynoiden Typus angehören (Zelle 13 Fig. 5).

Unter den indirekten Centralzellen finden wir nur große chonoide und kleine corynoide vor.

Als eine zweite Gruppe von Ganglienzellen wären solche zu betrachten, die wir unter dem Namen Commissurenzellen beschreiben wollen. Sie zerfallen in einen größeren und kleineren Typus, von denen der kleinere ausschließlich im Nervenring, der größere außerdem auch

innerhalb des Bauchnerven vorkommt. Erstere Zellen sitzen einem Nervenbündel in ähnlicher Weise auf, wie die Myoblasten der Plattwürmer den zugehörigen Muskelfasern, d. h. es gehen auf einer Seite des Körpers eine Anzahl Fortsätze aus, die mit Nervenfasern in Verbindung stehen, deren Verlauf rechtwinkelig zu ihnen ist, sie reiten sozusagen mit ihren Fortsätzen auf den Nervenfasern (Zelle 46 Fig. 2). Die großen Commissurenzellen dagegen erscheinen auf den ersten Blick als bipolare Zellen, es fällt nur auf, daß die beiden Enden sich recht wenig verjüngen. Nähere Untersuchung zeigt, daß mehrere parallele Fortsätze auf jeder Seite aus der Zelle austreten. Dazu kann noch ein Fortsatz kommen, der in rechtem Winkel von der Mitte der Zelle ausgeht (Zelle 47 Fig. 3).

Zu einer weiteren Gruppe müssen wir die Sinneszellen vereinigen. Diese Bezeichnung erscheint vielleicht auffallend für Zellen, welche den nervösen Centralorganen zugehören. Ihre Berechtigung soll an andrer Stelle diskutiert werden und hier nur gesagt sein, daß sie zu den Sinnesnerven in engster Beziehung stehen. Ihrer Natur nach sind sie sämtlich bipolar gebaut, und wir können bei ihnen wieder die Unterscheidung in direkte und indirekte Zellen durchführen, je nachdem ihr centraler Fortsatz geradenwegs zum Nervenring tritt oder erst auf dem Umwege durch eine Commissur zu ihm gelangt. Ein dritter Typus kann als direkt wie als indirekt angesehen werden. Von den Fortsätzen begibt sich nämlich einer direkt zum Nervenring, der andre gelangt auf dem Umweg durch eine Commissur dahin. Die vom Sinnesorgan kommende sensible Faser trifft rechtwinkelig auf den einen Fortsatz auf. Wir wollen deshalb die Zellen als collateralen Typus unterscheiden. — Zu einer vierten Gruppe seien schließlich einige Zellentypen zusammengestellt, die in den vorhergehenden Gruppen keinen Platz finden, da sie in ihrer Bedeutung nicht völlig klar erscheinen. Es sind sowohl große, wie mittlere und kleine Zellen, die als bipolare Zellen in den Verlauf verschiedener Längsnerven eingeschaltet sind. Wegen der Zugehörigkeit der einzelnen Zellen zu diesen verschiedenen Typen sei auf das Folgende und auf die Tabelle auf S. 109 verwiesen.

Wir können nunmehr daran gehen, den Aufbau der einzelnen oben beschriebenen Ganglien darzustellen, also sämtliche im Centralnervensystem von *Ascaris* enthaltene Zellen der Reihe nach kennen zu lernen. Es sei dabei schon vorausgeschickt, daß eine nahezu vollständige celluläre Symmetrie innerhalb des Nervensystems herrscht, daß bis auf zwei Zellen, die ausschließlich auf der rechten Körperseite vorkommen, und drei weitere Zellen, die genau in der Symmetrieebene

liegen, also beiden Seiten angehören, jede Zelle der einen Seite ihren spiegelbildlichen Partner auf der andern Seite besitzt. Die Abbildungen, mit denen wir diesen Abschnitt erläutern wollen, sind sämtlich nach Totalpräparaten angefertigt, wodurch es oft scheinen wird, daß die Trennung der einzelnen Ganglien eine ganz willkürliche ist, da die im Objekt in verschiedenen Ebenen liegenden Zellen in der Zeichnung in eine Ebene projiziert sind. Allerdings liegen aber auch bisweilen Ganglienzellen, die wir verschiedenen Ganglien zuteilen müssen, dicht beieinander und andre, die wir zum gleichen Ganglion ziehen, weit voneinander entfernt. Man wird sich also hieran nicht stoßen dürfen. Um mich in späteren Kapiteln leicht auf jede Ganglienzelle beziehen zu können, sollen sie einzeln durchnumeriert werden, und zwar erhalten die Zellen, die auf beiden Seiten spiegelbildlich sind, nur eine Nummer mit dem Zusatz r rechts oder l links oder rl rechts und links.

Sämtliche im Centralnervensystem von *Ascaris* vorkommenden Ganglienzellen sind in Fig. 13 so dargestellt, wie sie sich in einem gelungenen Flächenpräparat bei schwacher Vergrößerung präsentieren. Das Präparat wurde in der im Abschnitt »Methoden« dargestellten Weise angefertigt, und zwar wurde eines gewählt, bei dem der Hautmuskelschlauch in der Mitte zwischen Rücken- und rechter Seitenlinie aufgeschnitten worden war. Die Abbildung entspricht in den Farben ziemlich genau den Präparaten, nur daß dort der Methylenblauton der Ganglienzellen etwas heller und nicht bei allen Zellen der gleiche ist. Die Lippen wurden weggelassen, der Vorderrand des Bildes entspricht also der Lippenbasis. Schematisiert wurde nur insofern, als Überflüssiges weggelassen und die Muskulatur nur ähnlich ihrem wirklichen Verlauf eingetragen wurde, da eine genaue Wiedergabe jeder einzelnen Muskelzelle sehr mühselig und für unsern Zweck unnötig wäre. Aus dem ausgebreiteten Körper ist nichts entfernt als der Oesophagus. Die Fortsätze der Ganglienzelle sind, da bei der Methode fast ungefärbt, bei dieser Vergrößerung nicht zu sehen, der ausgebreitete Nervenring nur durch seine färbbare Scheide kenntlich, nur die in der Subcuticula verlaufenden Nerven leuchten als helle Stränge aus ihrer hellblau gefärbten Unterlage hervor. Die bei stärkerer Vergrößerung ebenfalls nach derartigen Präparaten gezeichneten Detailbilder, Fig. 2—11, stammen meist von andern Präparaten und zeigen daher die kleinen Schwankungen in den Lageverhältnissen der Zellen, die durch Kontraktionszustand und Konservierung bedingt sind.

I. Das Ganglion cephalicum ventrale. Wir beginnen mit diesem größten Ganglion, das sich durch seine Zusammensetzung auch als

das eigentliche Centralorgan erweist, das wir an Hand des Gesamtbildes Fig. 13, wie des Detailbildes, Fig. 5, studieren können. An seinem Aufbau nehmen insgesamt 33 Zellen teil, von denen eine unpaare in der Mittellinie liegt, zwei unsymmetrische ausschließlich der rechten Hälfte angehören, die übrigen 30 in je 15 links und rechts symmetrische Zellen geschieden sind. Die Gesamtheit der Zellen ist in vier Gruppen gesondert, die je nach dem Kontraktionsgrad des Tieres einander sehr genähert oder deutlich getrennt sind. Die erste liegt dicht hinter dem Nervenring, und zwar dorsal vom Ursprung des Bauchnerven in dem schmalen Teil der Gewebsbrücke, der direkt in die umhüllenden Gewebe des Nervenringes übergeht. Sie besteht aus jederseits sechs Zellen von überaus charakteristischer Form und Anordnung und vollständigster Symmetrie, die sämtlich besonders geeignet sind, das oben über die Konstanz der Zellen Gesagte zu erhärten. Fünf von ihnen gehören dem Typus der pyriformen kleinen direkten Centralzellen an, die sechste ist eine jener bipolaren Zellen unbekannter Bedeutung. Am meisten lateral liegt jederseits die Zelle 1 (rl), charakterisiert durch einen lang beutelförmigen Körper, der sich zu einem schlanken Fortsatz verjüngt, der schräg nach außen zum Nervenring tritt. Ihr benachbart ist die Zelle 2 (rl) von plumperer, birnförmiger Gestalt, deren gerader, vom Körper abgehender Fortsatz medialwärts zum Ring tritt. Näher am Ring und der Mittellinie genähert liegt die Zelle 4 (rl), von ähnlichem Aussehen wie die vorige, aber stets größer als sie und mit einem kurzen Nervenfortsatz am Ring befestigt. Ihr benachbart liegt die besonders charakteristische Zelle 6 (rl), deren Form am meisten mit einem Dudelsack zu vergleichen ist und die stets ihren kurzen Fortsatz im gleichen Winkel schräg nach außen zum Ring sendet. Nicht minder charakteristisch ist auch die kleinste Zelle dieser Gruppe, die Zelle 5 (rl), die, hinter 6 gelegen, ebenfalls ihren langen, schlanken Fortsatz schräg nach außen zum Ring schickt und in der charakteristischen Form einer holländischen Pfeife erscheint. Die einzige bipolare Zelle des Ganglions, die Zelle 3 (rl), liegt etwas tiefer zwischen den Zellen 1 und 4, hat die Spindelform der typischen Sinneszellen und sendet ihren peripheren Fortsatz schräg nach hinten in den Bauchnerv.

Die zweite Zellgruppe des Ganglion cephalicum ventrale enthält die größte Ansammlung großer Zellen im ganzen Nervensystem, die sämtlich dem Typus der corynoiden großen direkten Centralzellen angehören und auch in ihrem feineren histologischen Bau übereinstimmen. Es sind dies jederseits fünf Zellen und eine unpaare in der Mittellinie. Die letztere, Zelle 16, erscheint in Fig. 5, wie es oft der Fall ist, nach

rechts verschoben, was durch die Umbiegung einer kleinen Gewebsfalte, in der sie liegt, bei der Präparation bedingt ist. Sie ist meist ein wenig kleiner als die übrigen Zellen, die annähernd von gleicher Größe sind, höchstens daß die Zelle 9 (rl) größer erscheint. Ihre äußere Form gibt leicht zu Täuschungen Anlaß, da sie sehr von der Umgebung beeinflußbar ist und bisweilen durch seitlichen Druck lang ausgezogen erscheint. Sie sind ferner in ihrer Umgebung auf bestimmte Weise befestigt, wie wir später sehen werden, und da kommt es durch Schrumpfung bei der Konservierung oft vor, daß ein peripherer Zipfel der Zelle befestigt bleibt, während der Rest aus der Umgebung herausschrumpft, und dann werden leicht bipolare Zellen vorgetäuscht. Die Art der Befestigung im umliegenden Gewebe bringt es mit sich, daß die Zellen auch leicht Verschiebungen erleiden, so daß man die gegenseitige Lage nicht immer konstant findet, wie dies auch aus einem Vergleich von Fig. 13 und 5 hervorgeht. Immerhin kann man gewöhnlich die Zellen 7 und 8 eine vordere und 9, 10, 11 eine hintere Reihe bilden sehen. Die breit von der Zelle entspringenden und dann schlanker werdenden Fortsätze sind bei den hinteren Zellen sehr lang und ziehen schräg nach vorn geradeswegs zum Nervenring, in den sie nach innen von den Nervenfortsätzen der ersten Gruppe eintreten.

Auch die dritte Zellgruppe des Ganglions ist in ihrer Lage von den Verschiebungen der Umgebung abhängig und erscheint nur bei guter Streckung des Tieres einheitlich. Ihre Zellen liegen dann nahe beieinander, während sie sonst mehr isoliert sind. Die Gruppe ist der einzige unsymmetrische Teil des Nervensystems, indem sie links aus nur drei, rechts aus fünf Zellen besteht. Auch die Zellen dieser Gruppe sind in hohem Maße von ihrer Umgebung in der Form abhängig und täuschen daher ebenfalls gern, wenn peripher in einen Zipfel ausgezogen, bipolare Zellen vor. Auf diese Weise kommt auch die etwas unregelmäßige Form der Zellen 13 und 14 (l) zustande. Symmetrisch sind auf beiden Seiten die Zellen 13, 14 15 (rl), die dem Typus der corynoiden kleinen direkten Centralzellen angehören. Ihre Lage zu den großen Zellen der vorigen Gruppe geht aus den Fig. 28 und 5 hervor, ebenso der Verlauf ihrer langen Fortsätze medialwärts zum Nervenring. Auf der rechten Seite gehören dieser Gruppe noch an die unsymmetrischen Zellen 17 und 18 (r), von denen letztere dem Typus der corynoiden mittleren direkten Centralzellen zuzurechnen ist. Sie liegt bisweilen mehr isoliert dem hinteren Rand des die Gewebsbrücke durchbrechenden Fensters genähert. — Als vierte Gruppe müssen wir schließlich jederseits eine einzige Zelle vom gleichen Typus wie 7—11 bezeichnen, die

Zelle 12 (rl), die stets von allen Zellen des Ganglions abgesondert liegt, in der Gewebsbrücke stark lateral verschoben, oft so stark, daß sie dicht bei der Seitenlinie liegt. In stark gedehnten Tieren kann sie dann mehr als die Länge des ganzen Ganglions von den Zellen der dritten Gruppe entfernt sein. Ihr langer, in weitem Bogen zum Nervenring ziehender Fortsatz kann dann leicht als ein Nerv erscheinen, der Bauchganglion und Seitenlinie verbindet, und war vielleicht auch schon Ursache der fälschlichen Beschreibung einer derartigen Commissur.

II. Das Ganglion cephalicum dorsale. Dieses einzige dorsale Ganglion ist durch seine sehr geringe Größe ausgezeichnet, besteht es doch nur aus einem Paar großer Ganglienzellen, der Zelle 19 und 20 (Fig. 13 u. 3). Diese beiden Zellen sind die einzigen Vertreter des sog. amphoroiden Typus der großen direkten Centralzellen. Sie liegen dicht beieinander gleich hinter dem Nervenring innerhalb der Rückenlinie. Der Körper der einen ist plumper (19), der der andern (20) schlanker, erscheint bei stark gestrecktem Tier sogar bisweilen wurstförmig. In diesem Fall liegen die Zellen schief hintereinander. Die beiden nach beiden Seiten divergierenden Fortsätze, die zum Nervenring treten, sind in Fig. 3 zu sehen.

III. Die Ganglia cephalica subdorsalia sind ebenfalls sehr schmächtig und nur aus je zwei kleinen Zellen vom pyriformen Typus der kleinen direkten Centralzellen zusammengesetzt. Die beiden Zellen liegen direkt dem hinteren Rande des Nervenringes an und sind stets vergesellschaftet mit zwei Bindegewebszellen, die einen Teil der faserigen Umhüllung der Muskulatur liefern, wie ich schon früher schilderte (Goldschmidt 1906). Die eine, die Zelle 21 (rl), ist größer und plumper und sitzt mit schlankem Stiel dem Nervenring an, während die andre, Zelle 22 (rl), schlank und langgestreckt ist (Fig. 4).

IV. Die Ganglia cephalica lateralia interna. Wenn wir uns jetzt der Zusammensetzung der Lateralganglien zuwenden, so sei nochmals darauf hingewiesen, daß die Zusammenfassung einzelner Zellgruppen zu Ganglien erst auf Grund ihrer genauen Kenntnis möglich ist und nicht vollständig mit der räumlichen Lage der betreffenden Zelle sich begründen läßt. Man kann daher auch alle diese Ganglien als Teile eines großen Lateralganglion ansehen. Immerhin ist die Trennung der einzelnen Zellgruppen eine viel schärfere, als es auf den in eine Ebene projizierten Abbildungen der Totalpräparate scheinen möchte. Als Ganglia cephalica lateralia interna fassen wir eine Reihe von Ganglienzellen zusammen, die teils vor, teils neben und teils hinter dem Nervenring liegen und sämtlich direkte Centralzellen, also unipolare, ihren

Fortsatz zum Nervenring schickende Zellen sind. Es sind im ganzen sieben Zellen sehr verschiedener Form und Größe, die wir hier zusammenfassen, und die auf beiden Seiten symmetrisch vorkommen. Da ist zunächst ein Paar von Zellen, von denen die eine vor, die andre hinter dem Nervenring liegt und die beide dem Typus der chonoiden großen direkten Centralzellen angehören, von denen bereits oben gesagt wurde, daß sie die größten Zellen des ganzen Nervensystems sind. Sie sind außer in Fig. 13 in Fig. 2 dargestellt, die uns im Totalpräparat die Seitenlinienregion in der Nähe des Nervenringes zeigt, und zwar die linke von innen gesehen, und das Ganglion cephalicum laterale internum, Ganglion cephalicum laterale internum posterius, Ganglion cephalicum laterale externum anterius und die Ganglia nervi papillaris lateralis majoris und minoris einschließt. Vor dem Nervenring liegt die Zelle 23 am meisten medialwärts in der Seitenlinie und im Schnitt dicht am Oesophagus. Sie sendet ihren kräftigen breiten Nervenfortsatz schräg lateralwärts zum Nervenring, in den er von vorn eintritt. Durch die aus der Figur ersichtliche Art seines Abganges vom Zellkörper wird es bedingt, daß in den gewöhnlich verwandten Sagittal- und Frontalschnitten des Vorderendes die Zelle stets ohne ihren Fortsatz getroffen wird. Das gleiche gilt auch für die hinter dem Ring liegende Zelle 24 (rl), die der andre Repräsentant dieses Typus ist und auch in dem später zu besprechenden feineren Bau auf das genaueste mit jener übereinstimmt. Sie liegt nicht weit hinter dem Ring am Rand der Seitenlinie, da wo deren zum Oesophagus sich ausdehnendes Gewebe an das vordere Ende der sog. Leibeshöhle stößt. Ihr ebenfalls schräg lateralwärts verlaufender Fortsatz tritt seitlich in den Nervenring da ein, wo der Subdorsalnerv aus ihm entspringt. Außer diesen beiden großen Zellen gehören dem Ganglion auch zwei mittlere Zellen an, die einzigen Repräsentanten des lagenoiden Typus. Die Zelle 25 liegt stets dicht neben der Zelle 23, aber weiter lateral, zeigt den charakteristischen kugeligen Körper und schlanken, von vorn in den Ring eintretenden Fortsatz und ist auf Schnitten sogleich an ihrer überaus charakteristischen feineren Struktur zu erkennen. Die Zelle 26 könnte auch zur Aufstellung eines eignen Ganglions verwandt werden, da sie von der Gruppe, zu der wir sie rechnen, weit ab liegt. Sie liegt vorn in der Seitenlinie auf halbem Weg zwischen Nervenring und Lippenbasis und stellt die am weitesten vorn liegende Zelle des Nervensystems dar. Sie ist stets vollkommen kugelig und schickt ihren schlanken Fortsatz in der Seitenlinie zum Ring, in den er von vorn eintritt. Schließlich gehören dem Ganglion noch drei kleine Zellen vom pyri-

formen Typus an, von denen die Zellen 27 und 28 hinter dem Ring, 29 seitlich vom Ring liegt. Die am meisten lateral liegende Zelle 27 ist durch ihre ausgesprochene Retortenform charakterisiert, die besser an Schnitten zu erkennen ist (Textfig. *F*), und den für ihre geringe Größe relativ starken Fortsatz, den sie in den Nervenring schickt, während Zelle 28, die dicht bei ihr liegt und deren Fortsatz direkt neben jenem in den Ring tritt, schlank beutelförmig erscheint. Sehr charakteristisch erscheint endlich auch Zelle 29, die genau seitlich vom Nervenring liegt und von ihrem birnförmigen Körper den Fortsatz in leichtem Bogen schräg rückwärts zum Ring sendet, in den er von der Seite eintritt. Die Zelle sitzt so wie ein Glühkörper auf einem Kandelaberarm dem Ring an.

V. Die Ganglia cephalica lateralia interna posteriora sind mit den vorigen in engem topographischen Konnex und nur durch die Bedeutung ihrer Zellen von ihnen zu scheiden. Sie bestehen jederseits aus nur drei Zellen, die sämtlich dem Typus der indirekten Centralzellen angehören, also ihren einen Fortsatz nicht direkt, sondern auf Umwegen zum Ring schicken. Eine Zelle ist eine vom großen chonoiden Typus, Zelle 30 (rl), die stets mit der Zelle 24 des vorherbesprochenen Ganglion eng vergesellschaftet ist. Sie schickt ihren kräftigen Fortsatz im Bogen schräg lateralwärts durch die Seitenlinie hindurch zur Subcuticula, wo er sich der Commissura cephalica ventrolateralis zugesellt und in ihr zum Nervenring verläuft. Das gleiche gilt von dem Fortsatz der beiden andern kleinen corynoiden Zellen 31 (rl) und 32 (rl), die in der Seitenlinie genau hinter dem Beginn jener Commissur liegen, da wo die von hinten und vorn kommenden Nervenfasern sich zu ihr vereinigen.

VI. Die Ganglia cephalica lateralia externa anteriora bestehen aus jederseits vier Zellen, deren gemeinsamer Charakter ist, daß sie ihre centralen Fortsätze zur Commissura cephalica ventrolateralis schicken. Zwei von ihnen, die Zellen 33 und 34 (rl) (Fig. 13 u. 10), sind Centralzellen, also unipolar und gehören somit dem Typus der kleinen indirekten Centralzellen an. Die Zelle 35 (rl) ist eine kleine bipolare Zelle, die ihren peripheren Fortsatz in der Seitenlinie nach hinten schickt und die wir zur Gruppe der nicht näher zu charakterisierenden Zellen stellen müssen. Auch die vierte Zelle 36 (rl) ist bipolar, aber von sehr bedeutender Größe und schickt ihre mächtigen Fortsätze ebenfalls nach vorn zur Commissur und nach hinten in die Seitenlinie.

VII. Die Ganglia cephalica lateralia externa medialia sind die größten von den drei äußeren Lateralganglien und enthalten jederseits sieben Zellen, denen gemeinsam ist, daß sie einen centralen

Fortsatz zum Nervenring schicken. Die größte Zelle ist die Zelle 37 (rl), überhaupt eine der größten Zellen des ganzen Nervensystems. Sie gehört dem Typus der großen corynoiden direkten Centralzellen an, und schickt ihren kräftigen Fortsatz geradeswegs zum Ring, in den er von der Seite eintritt. Ihr benachbart liegen drei Zellen 38, 39 und 40 (rl), die im Totalpräparat spindelförmig mit nicht ganz klaren Konturen erscheinen und die alle den merkwürdigen aranoiden Typus des Baues repräsentieren, charakterisiert durch das Vorhandensein einer Anzahl vom Zellkörper abgehender Nebenfortsätze, von denen wir später Näheres hören werden. Die Zelle 38 ist dabei gleichzeitig Vertreter des collateralen Sinneszellentypus, indem von ihrem centralen Fortsatz im rechten Winkel der Nerv für die Lateralpapille abbiegt. Sie ist ebenso wie 39 bipolar, wenn man nur die Hauptfortsätze berücksichtigt, und ihre centralen wie peripheren in der Seitenlinie nach hinten verlaufenden Fortsätze liegen stets dicht beieinander. Die Zelle 40 ist kleiner und zeigt den aranoiden Typus nicht so ausgesprochen wie die beiden andern. Sie ist eine direkte Centralzelle. Zu dem Ganglion gehören weiterhin die kleinen direkten corynoiden Centralzellen 41 und 42 (rl) und die kleine bipolare Zelle 43 (rl), die ihren centralen Fortsatz zum Ring, den peripheren in der Seitenlinie nach hinten schickt. Das Schicksal der peripheren Fortsätze aller dieser Zellen werden wir bei Betrachtung des Faserverlaufs kennen lernen.

VIII. Die Ganglia cephalica lateralia externa posteriora sind die kleinsten der Lateralganglien, indem sie jederseits nur aus zwei kleinen Zellen bestehen, den Zellen 44 und 45 (rl). Diese sind kolbenförmig, liegen dicht beieinander und senden ihren einen Fortsatz durch die Seitenlinie hindurch zur Commissura cephalica ventrolateralis posterior. Da sie auf diesem Wege zum Nervenring gelangen, gehören sie dem Typus der kleinen indirekten Centralzellen an.

IX. Die Commissurenganglien. Unter dieser Bezeichnung wollen wir die Ganglienzellen besprechen, die sich innerhalb der Kopfcommissur, des Nervenringes befinden. Es sind im ganzen vier Zellen, die genau symmetrisch angeordnet sind, je eine lateral und je eine ventral und dorsal. Ihrem Bau nach sind die beiden lateralen einander gleich und ebenso die ventrale und dorsale. Die beiden lateralen, die Zellen 46 (rl), repräsentieren den Typus der kleinen Commissurenzellen. Sie sind außer in Fig. 13 auch in Fig. 2 zu sehen, in letzterer scheinbar außerhalb des Nervenringes liegend, aus dem sie im Präparat ein wenig hervorgepreßt war. Die Zelle liegt ziemlich genau in der Frontalebene und innerhalb des Nervenringes an dessen vorderem

Rand, wie auf dem Querschnitt durch einen Teil des Ringes, Textfig. *G*, zu erkennen ist. Dort ist auch ein Teil ihrer Fortsätze getroffen, die in der aus dem Bild hervorgehenden charakteristischen Weise zu den Nervenfasern der Commissur treten, wovon wir später mehr hören werden. Die einander entsprechenden dorsalen und ventralen Zellen repräsentieren den Typus der großen Commissurenzellen. Sie liegen im Ring an dessen vorderer und äußeren Seite, haben etwa Spindelform und sind an ihren beiden Polen im Totalpräparat nicht scharf begrenzt, was daher rührt, daß sie hier in einen eigenartig gestalteten Fortsatz übergeht, von dem wir später hören werden. Die dorsale Zelle 47 ist die größere und zeigt oft deutlich einen unvermittelt vom Körper in der Nähe des Kernes entspringenden Fortsatz, der in den Nervus dorsalis eintritt (Fig. 3). Die ventrale Zelle 48 ist kleiner, ausgesprochener spindelförmig und läßt den in den Bauchnerv eintretenden Fortsatz im Totalpräparat meist nicht erkennen (Fig. 5). Eine erschöpfende und einwandfreie Schilderung dieser ganz besonders merkwürdigen Zellen kann aber erst im Zusammenhang mit dem Bau des Nervenrings gegeben werden.

Textfig. *G*.

Anhangsweise sei hier noch eine Zelle erwähnt, die im Nervensystem sonst einzig dasteht, da sie in den Ursprung eines Längsnerven eingeschaltet ist. Es ist dies die bipolare spindelförmige Zelle 49 (rl), die den Habitus einer Sinneszelle hat, aber in eine der den Nervus subdorsalis zusammensetzenden Nervenfasern kurz nach ihrem Ursprung vom Ring in der Seitenlinie eingeschaltet ist (Fig. 2).

X. Die Ganglia nervi papillaris subdorsalis und subventralis. Wir wenden uns nunmehr den Sinnesganglien zu und beschreiben die sie zusammensetzenden Ganglienzellen, ohne zunächst ihren physiologischen Wert zu berücksichtigen, den wir erst später diskutieren wollen. Es sei nur bemerkt, daß man diese Zellen auch als Sinneszellen und nicht als Ganglienzellen bezeichnen könnte. Die vier hier zu besprechenden Ganglien sind in ihrem Aufbau völlig identisch und paarweise spiegelbildlich gleich, so daß das linke subdorsale Ganglion

sein Spiegelbild in dem rechten subdorsalen, aber auch in dem linken subventralen Ganglion hat. Es ist dies dadurch möglich, daß die sieben jedes dieser Ganglien zusammensetzenden Zellen in ihrer Form wie in ihrer gegenseitigen Lage eine ganz unglaubliche Konstanz zeigen, wie man sich besonders schön überzeugen kann, wenn man ein solches Ganglion, was bei einiger Übung leicht gelingt, mit einem feinen Messerchen herausschneidet. Als Beispiel diene das rechte subventrale Ganglion, das in Fig. 11 abgebildet ist. In Fig. 13 erscheinen die Zellen bei der gewählten schwachen Vergrößerung ziemlich undeutlich. Die Zellen des Ganglion sind stets in zwei Gruppen geteilt, von denen die eine fünf, die andre zwei Zellen zählt. Sämtliche gehören dem Typus der direkten Sinneszellen an. In der ersten Gruppe fällt vor allem eine Zelle auf, die Zelle 50, die nur als eine sehr unbedeutende spindelförmige Anschwellung einer sehr dicken Nervenfaser erscheint. Es ist dieselbe Faser, die ich in einer früheren Arbeit (1903) beschrieben habe als zu dem lateralen Submedialorgan gehörig und von der ich irrtümlicherweise angab, daß sie zum Nervenring gelange, ohne in eine Zelle einzutreten. Es kam dies durch die ausschließliche Verwendung von Schnittpräparaten, in denen dieser Kern sehr leicht übersehen wird. In ihrer Nähe liegt eine Zelle, die ebenfalls als spindelförmige, aber wesentlich stärker markierte Anschwellung einer Nervenfaser erscheint und durch ihren im Verhältnis zum Zellleib relativ kleinen Kern auffällt, die Zelle 51 (rl). Sie wird beiderseits flankiert von je einer kleinen spindelförmigen Zelle 52 (rl) und 53 (rl), von denen die letztere an ihrer medialen Seite stets eine bauchige Auftreibung zeigt. An sie setzt sich eine Gliafaser zipfelförmig an, so daß oft auf Totalpräparaten der Eindruck erweckt wird, als ob hier ein dritter Nervenfortsatz seitlich austrete. Schließlich gehört zu dieser Gruppe noch die Zelle 54 (rl), die viel größer erscheint und an ihrer inneren Seite in der aus der Figur ersichtlichen Weise bauchig vorgewölbt erscheint. Alle diese Zellen liegen nicht weit vor dem Nervenring, in den ihre centralen Fortsätze nahe beieinander eintreten, während die peripheren sich zu einem Nervenbündel vereinigen, dem betreffenden Papillennerv. Diesem gehören auch die peripheren Fortsätze der beiden Zellen der zweiten Gruppe an, die aber, kurz bevor sie zu ihren Zellen gelangen, lateralwärts abbiegen, so daß die Zellen stets von den andern isoliert liegen. Zwischen den beiden Gruppen zieht die kräftige Stützfaser *st* hindurch, deren genaues Verhalten ich in einer früheren Arbeit schilderte. Besonders charakteristisch ist die Zelle 55 (rl) durch ihre Vogelkopfform und die Lagerung des Kernes in dem schmalen peripheren Teil der Zelle, während die Zelle 56 (rl)

gewöhnliche Spindelform aufweist. Ihre centralen Fortsätze ziehen parallel zueinander schräg nach hinten und treten da in den Nervenring ein, wo die Stützfaser in dessen Hüllgewebe übergeht. Die subdorsalen entsprechenden Ganglien bedürfen nach dem vorausgehenden keiner besonderen Schilderung, ihre Zellen seien in der gleichen Reihenfolge 57—63 (rl) genannt.

XI. Die Ganglia nervi papillaris lateralis minoris finden sich in ähnlicher Weise wie die vorigen dem betreffenden Papillennerven kurz vor dem Nervenring eingeschaltet. Sie liegen innerhalb der Seitenlinie, und zwar innen, nahe dem Oesophagus. Sie bestehen jederseits aus vier spindelförmigen Zellen vom Typus der direkten Sinneszellen. Sie liegen ziemlich weit voneinander entfernt auf die ganze Breite der Seitenlinie verteilt, was auch vom Eintritt ihrer centralen Fortsätze in den Ring gilt. Die größte, auch etwas bauchig ausgebuchtete Zelle 64 (rl) liegt am weitesten vorn, dahinter die Zellen 65 (rl) und die kleinere 66 (rl) und ganz nahe beim Ring und am meisten lateral die Zelle 67 (rl) (Fig. 2 und 13).

XII. Die Ganglia nervi papillaris lateralis majoris sind die letzten zum eigentlichen Centralnervensystem gehörigen Ganglien. Sie liegen jederseits seitlich und hinter dem Nervenring in der Seitenlinie und bestehen aus je elf wieder rechts und links genau symmetrischen Zellen. Sämtliche repräsentieren den Typus der indirekten Sinneszellen, da ihre peripheren Fortsätze von einem der Lippensinnesorgane kommen, die centralen dagegen in der Commissura ventrolateralis zum Ring verlaufen. Die Zellen liegen sämtlich eng beieinander, zu einem Ganglienknötchen vereinigt und sind in drei Gruppen zu sondern. Die erste umfaßt drei Zellen, die am weitesten nach vorn liegen, genau spindelförmig sind und relativ groß erscheinen, die Zellen 68 (rl), 69 (rl), 70 (rl) (Fig. 2 und 6). Die zweite Gruppe liegt hinter dieser und umfaßt vier Zellen, die bei sonst gleichem Bau sich nur durch ihre geringere Größe von jenen unterscheiden, die Zellen 71 (rl), 72 (rl), 73 (rl), 74 (rl). Die dritte Gruppe umfaßt ebenfalls vier Zellen, die in einer Reihe am meisten hinten liegen und durch eine besondere Gestalt charakterisiert sind. Ihr peripherer Fortsatz kommt je von vorn, der centrale biegt lateralwärts ein, weshalb die Abgangsstellen der Fortsätze einander sehr genähert sind, und an ihnen hängt der eigentliche Zellkörper wie ein Beutel. Seine Form ist von dem Dehnungszustand abhängig und ist in mittlerem Zustand aus Fig. 2 zu ersehen, in extremer Ausbildung aus dem Schnitt Fig. 6, der diese vier Zellen enthält, ferner 69 und 70 und die direkte Centralzelle 27. (Fig. 6 ist in der Reproduktion auch im

	Gangl. cephalicum ventrale	Gangl. cephalicum dorsale	Ganglia cephalica subdorsalia	Ganglia cephalica lateralia interna	Ganglia cephalica lateralia interna posteriora	Ganglia cephalica laterale externa anteriora	Ganglia cephalica laterale externa medialia	Ganglia cephalica laterale externa posteriora	Commissurenganglion	Ganglia nervi papillaris subdorsalis u. subventralis	Ganglia nervi papillaris lateralis minoris	Ganglia nervi papillaris lateralis majoris
I. Centralzellen:												
1. Direkte												
A. Große												
a. Chonoide	—	—	—	23, 24 (rl)	—	—	—	—	—	—	—	—
b. Corynoide	7—12 (rl), 16	—	—	—	—	—	37 (rl)	—	—	—	—	—
c. Amphoroide	—	19, 20	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B. Mittlere	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
a. Lagenoide	—	—	—	25, 26 (rl)	—	—	—	—	—	—	—	—
b. Corynoide	18 (r)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
c. Aranoide	—	—	—	—	—	—	40 (rl)	—	—	—	—	—
C. Kleine	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
a. Pyriforme	1, 2, 4, 5, 6 (rl)	—	21, 22 (rl)	27—29 (rl)	—	—	—	—	—	—	—	—
b. Corynoide	17 (r) 13-15(rl)	—	—	—	—	—	41, 42 (rl)	—	—	—	—	—
2. Indirekte	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. Große	—	—	—	—	30 (rl)	—	—	—	—	—	—	—
B. Kleine	—	—	—	—	31, 32 (rl)	34 (rl) 33 (rl)	—	44 (rl) 45 (rl)	—	—	—	—
II. Commissurenzellen:	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. Große	—	—	—	—	—	—	—	—	47, 48	—	—	—
B. Kleine	—	—	—	—	—	—	—	—	46 (rl)	—	—	—
III. Sinneszellen	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. Direkte	—	—	—	—	—	—	—	—	—	50—63 (rl)	64—67 (rl)	—
B. Indirekte	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	68—78 (rl)
C. Collaterale	—	—	—	—	—	—	38 (rl)	—	—	—	—	—
IV. Zellen keiner der obigen Gr.:	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
A. Große	—	—	—	—	—	36 (rl)	—	—	—	—	—	—
B. Mittlere	—	—	—	—	—	—	39 (rl)	—	—	—	—	—
C. Kleine	3 (rl)	—	—	—	—	35 (rl)	43 (rl)	—	49 (rl)	—	—	—

Ton der Methylenblau-Totalpräparate wiedergegeben, aber nur aus praktischen Gründen, da sie nach einem nach CAJALS Silbermethode hergestellten Schnitt gezeichnet ist.) Die Zellen seien von innen nach außen 75 (rl), 76 (rl), 77 (rl), 78 (rl) genannt und noch bemerkt, daß mit ihrer Beutelform auch eine interessante Besonderheit ihrer feineren Struktur zusammenhängt, die im histologischen Teil beschrieben wird.

Damit haben wir die Zusammensetzung der einzelnen Ganglien des Centralnervensystems kennen gelernt und damit sämtliche an dessen Aufbau teilnehmende Ganglienzellen. Der bequemen Orientierung halber seien sie nochmals in der vorstehenden Tabelle zusammengestellt, in der die horizontalen Reihen sich auf den Typus der mit ihrer Nummer bezeichneten Zelle beziehen, die vertikalen auf das Ganglion, dem die betreffende Zelle angehört.

Im Anschluß an das eigentliche Centralnervensystem sei zum Schluß noch das vorderste Ganglion des Bauchnerven besprochen, das wir der Vollständigkeit halber in den Kreis unsrer Betrachtungen ziehen müssen. Innerhalb des Bauchnerven liegen nämlich in gewissen Abständen Ganglienzellen eingeschaltet, und zwar in größerer Zahl als man früher annahm, wie aus Fig. 9 und 8 hervorgeht, die den vordersten Abschnitt des Bauchnerven darstellen. Zu einer als Ganglion zu bezeichnenden einheitlichen Gruppe schließen sie sich aber nur nahe hinter dem Centralnervensystem, hinter der Commissura ventrodorsalis II zusammen. Hier bildet auch die Bauchlinie eine spindelförmige Anschwellung, die dieses Ganglion ventrale I. enthält. Es wird aus 13 Zellen ungleicher Größe gebildet, die alle, wo sie in den Verlauf von Nervenfasern eingeschaltet sind, Spindelform haben (Fig. 13 u. 9). Vorn liegen drei kleinere schlanke Zellen, die Zellen 79, 80, 81, auf die zwei ebensolche etwas größere folgen, 82 und 83. Hinter ihnen folgen zwei große spindelförmige Zellen 84 und 85, in deren Nähe drei riesengroße Zellen 86, 87, 88 liegen, die sich immer nahe beieinander finden und an ihren Enden nicht deutlich in einen Fortsatz übergehen, wie die kleineren Zellen. Auf sie folgt wieder eine große, eine mittlere und eine kleine spindelförmige Zelle (89, 90, 91). Die Beziehungen aller dieser Zellen zu den Nervenfasern des Bauchnerven werden wir später kennen lernen. Ihre gegenseitige Lage schwankt natürlich auch nach dem Kontraktionszustand des Tieres. Hinter diesem Ganglion liegen die Zellen dem Bauchnerven nur vereinzelt eingelagert, höchstens in Gruppen von zweien oder dreien; es zeigt dies bei schwacher Vergrößerung Fig. 8, die den Bauchnerven in seiner Fortsetzung im Anschluß an Fig. 9 zeigt. Wir gehen auf diese Zellen nicht weiter ein, weil für unsre Aufgabe das

Nervensystem bloß bis zu dem noch den Centralorganen anzugliedernden Ganglion ventrale I. reicht. In andre Längsnerven des Körpers sind niemals Ganglienzellen eingelagert.

Somit besteht das ganze Centralnervensystem von *Ascaris* aus 162 Ganglienzellen mit den zugehörigen, ausschließlich ihre Fortsätze darstellenden Nerven.

2. Die Nerven und Commissuren.

Wenn wir uns jetzt der Betrachtung der mit diesen Ganglienzellen des Centralnervensystems zusammenhängenden Nervenfasern zuwenden, so müssen ein paar orientierende Bemerkungen erst vorausgeschickt werden. Alle Commissuren wie auch Längsnerven sind aus einer konstanten Zahl von Nervenfasern zusammengesetzt. Eine jede von ihnen ist charakterisiert durch ihre Lage, ihren Umfang wie durch ihren feineren Bau und ihre typischen Verbindungen. Die letzteren bieten der Erforschung ja dadurch ein besonders günstiges Objekt, daß sie breit und massiv sind. Dendritische Verästelungen der Nervenfasern, die dann nur in großen Zügen dargestellt werden könnten, gibt es außer teilweise im Nervenring nicht. So wie die Fasern selbst starke, zum Teil sogar mächtige plasmatische Stränge sind, so sind es auch ihre Verbindungen. Mit den gewohnten Begriffen des Achsencylinders, der Verästelungen der unendlich feinen Nervenfäserchen darf man nicht an dieses Objekt herantreten. Die massige Ausbildung der Nervenfasern und ihre geringe Zahl ist natürlich ein sehr günstiger Umstand, der es erlaubt, jeden Nerven aus Schnittserien im Detail zu rekonstruieren und diese Rekonstruktionen mit den Ergebnissen von Totalpräparaten zu vergleichen. Eine Besonderheit fällt dabei stets besonders in die Augen, die ganz ungleiche Stärke der Nervenfasern. Da gibt es solche, die den Durchmesser großer Ganglienzellen haben und die als breite plasmatische Bänder erscheinen neben sehr zarten, dünnen Fädchen. Je ein und dieselbe Faser kann in verschiedenen Teilen ihres Verlaufes verschieden stark sein. Im großen und ganzen kann man sagen, daß die sensiblen Fasern meist, mit wenigen Ausnahmen, zart sind, während die motorischen nicht unter ein gewisses Kaliber heruntergehen und ausschließlich die riesigen Fasern enthalten; auch die Commissurenfasern sind meistens kräftig. Darin aber sind die größten wie die kleinsten Fasern gleich, sie sind nichts als Fortsätze von Ganglienzellen. Einige Fasern lassen sich auf sehr bedeutende Strecken ihres Verlaufs verfolgen, ohne daß sich darin etwas ändert. Es gibt weder eingeschaltete Nervenzellen, noch irgendwelche mit den

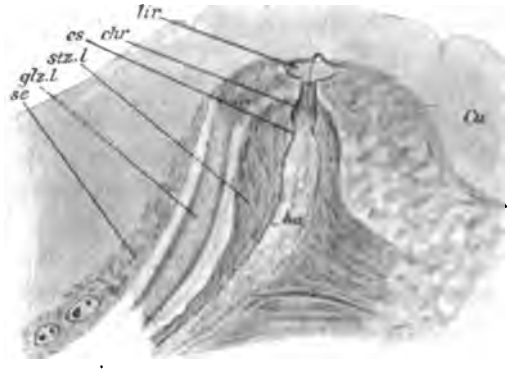
Schwannschen Kernen vergleichbare Gebilde, die für die Entstehung der Nervenfasern verantwortlich gemacht werden können. Es ist also dieser Teil der Neuronenlehre, die Zusammensetzung des Nervensystems aus ausschließlich Ganglienzellen und ihren Fortsätzen hier verwirklicht. Wie es mit der Verbindung der Neurone steht, wird sich im Verlauf der folgenden Darstellung zeigen. Im wesentlichen gehen diese innerhalb des Schlundringes vor sich, in den alle Nerven, wie alle Fortsätze von Ganglienzellen direkt oder indirekt gelangen. Nur einige wenige Neurone treten außerhalb des Schlundringes miteinander in Zusammenhang. Es wird sich deshalb auch im folgenden als praktisch erweisen, zunächst die Zusammensetzung usw. der Nerven und Commissuren bis zum Eintritt in den Schlundring zu besprechen und dann erst den Aufbau dieser Centralcommissur zu schildern. Der Besprechung sei die halbschematische Fig. 14 zugrunde gelegt. Dieses Bild ist wieder ebenso erhalten wie Fig. 13, indem der Hautmuskelschlauch subdorsal rechts der Länge nach aufgeschnitten gedacht ist und ausgebreitet. Alle Nervenfasern sind in ihrem Verlauf bis zum Nervenring dargestellt, was hier mit ihnen geschieht, wird erst im zweiten Teil dargestellt werden. Von Ganglienzellen sind nur die in den Verlauf eines Nerven eingeschalteten gezeichnet und ferner die indirekten Centralzellen. Die verschiedene Dicke der Nervenfasern entspricht annähernd der Wirklichkeit, soweit es bei der geringen Vergrößerung durchführbar ist. Die in einem Bündel dicht zusammengepackt verlaufenden Fasern sind auseinander gelegt dargestellt. Ferner ist in Rücksicht auf den Raum das ganze Bild in der Längsausdehnung verkürzt, wie ein Vergleich mit Fig. 13 lehrt. Alle mit gleicher Farbe gezeichneten Fasern gehören einem System an, d. h. sie sind in irgend einer Weise außerhalb des Ringes kontinuierlich ineinander übergehend. Schwarz punktiert sind die Fasern, die bei relativ einfachem Verlauf nur einmal im Nervensystem vorhanden sind. Fasern, die in ganz gleicher Weise mehrmals im Nervensystem vorhanden sind, sind nur einmal gezeichnet und schwarz schraffiert. Dies trifft zu für die sublateralen Sinnesnerven, deren sieben Fasern nur durch eine repräsentiert sind, ferner für die elf Fasern des großen lateralen Papillennerven, für die indirekten Centralzellen der Seitenganglien, vertreten durch die Zelle 31, für alle im Bauchnerven glatt durchlaufenden Fasern, wie die zu einer einfachen bipolaren Zelle des hinteren Bauchganglions tretenden, endlich für die Subdorsal- und Subventralnerven. Es sind daher von folgenden Nerven und Commissuren sämtliche Komponenten eingetragen: Nervus dorsalis, Nervus lateralis dexter et sinister, Commissura ventrodorsalis I und II, Com-

missura ventrodorsalis obliqua, Commissura ventrodorsalis anterior dextra et sinistra. Endlich sind im Rückennerv noch die Stellen, an denen Muskelinnervierung stattfindet, durch ein Kreuz bezeichnet. Alles Weitere wird sich aus der folgenden Schilderung ergeben. Die wirklichen, nicht schematisierten Verhältnisse ergeben sich dann leicht aus dem Vergleich mit den abgebildeten Schnitten usw.

a. Sensible Nerven.

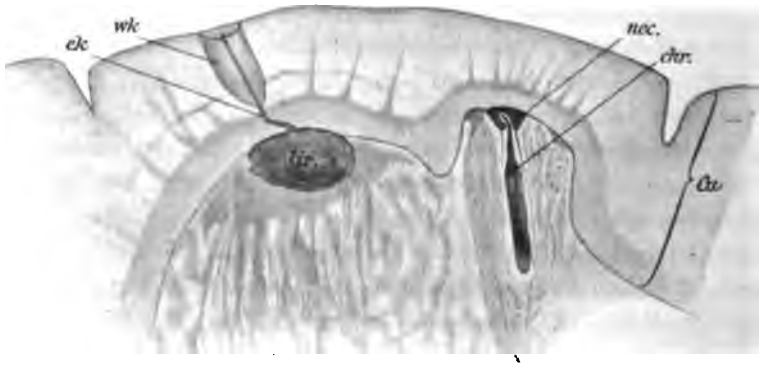
Um eine vollständige Schilderung des Nervensystems zu geben, muß ich in diesem Abschnitt manches wiederholen, was ich schon in einer früheren Arbeit (GOLDSCHMIDT 1903) schilderte; es werden dabei aber auch manche dort vorhandene kleine Irrtümer berichtigt, sowie die frühere Darstellung in vielen Punkten ergänzt werden. Die Sinnesorgane, von denen sensible Nerven zum Centralorgan treten, liegen größtenteils in den Lippen, Lippenpapillen, nur ein Paar, die Halspapillen, liegen hinter dem Nervenring. Die Sinnesorgane sind sämtlich als freie Nervenendigungen aufzufassen, da keinerlei periphere Sinneszelle vorhanden ist. Die Nervenfaser endet dicht unter oder an der Oberfläche der Cuticula mit einem besonderen specifischen Endorgan, dessen Bau früher eingehend behandelt wurde. Wir unterscheiden an den Lippen einmal vier symmetrische Papillen, von denen jede Unterlippe eine, die Oberlippe je zwei enthält; jede dieser Submedianpapillen enthält zwei verschiedene Nervenendigungen, das mediale und laterale submediane Lippensinnesorgan. Außerdem findet sich auf jeder Unterlippe ganz vorn ein Sinnesorganpaar, das dorsale und ventrale Lateralsinnesorgan der Unterlippe. Die Submedialorgane senden ihre Nervenfasern durch die subdorsalen und subventralen Sinnesnerven zu den betreffenden Ganglien, den Ganglia nervi papillaris subdorsalia und subventralia. Und zwar kommt von jedem lateralen Submedianorgan eine relativ dicke Nervenfaser, die dickste des ganzen Nerven, nachdem sie in der Cuticula das Endorgan gebildet hatte, das in Textfig. *H* (S. 114) nach meiner früheren Mitteilung reproduziert ist. Dort hatte ich angegeben, daß diese Nervenfaser direkt zum Ring tritt, ohne vorher mit einer Sinnes- oder Ganglienzelle in Verbindung zu treten, was ein im Tierreich wohl einzig dastehender Fall gewesen wäre. Es hat sich dies aber als irrtümlich erwiesen, die Zelle war auf den Schnitten damals von mir übersehen worden; sie ist vorhanden, und zwar ist es die charakteristische Zelle 50 (s. Fig. 2). Auch die Nervenfaser vom medialen Submedianorgan, das in Textfig. *J* (S. 114) ebenfalls wiedergegeben ist, läuft zu dem Ganglion direkt nach hinten und schwillt dort zur

Zelle 51 an. Sie ist sehr viel schwächer als die vorige. Außerdem enthalten aber diese Papillennerven noch fünf sehr feine Nervenfasern, die mit Verästelungen in der Subcuticula des Vorderendes beginnen und unter Einschaltung der Zellen 52—56 zum Ring verlaufen. Sie gehören



Textfig. *H*.

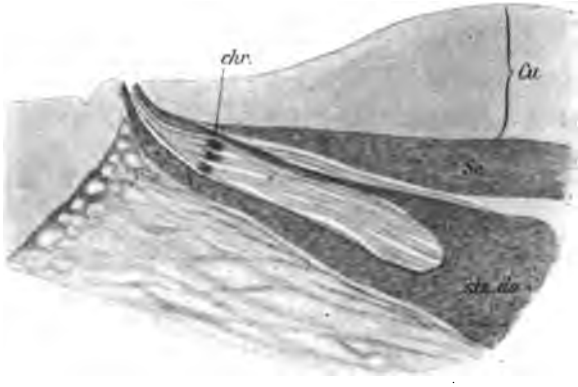
somit zu frei endenden sensiblen Nerven der Lippenhaut, frei insofern, als ihnen ein specifischer Endapparat fehlt. Die zu den beiden Lateralsinnesorganen gehörigen Nervenfasern verlaufen im Nervus papillaris lateralis minor und major. Der letztere wird sogar ausschließlich aus



Textfig. *J*.

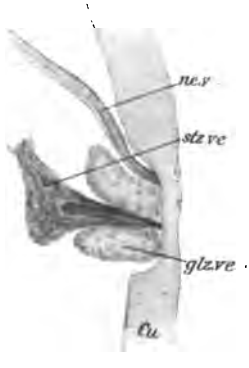
den Nervenfasern zusammengesetzt, die vom dorsalen Lateralorgan kommen. Dieses Sinnesorgan stellt nämlich die gemeinsame Endigung von elf Nervenfasern in der Haut dar, wie in Textfig. *K* wiedergegeben ist. (In meiner früheren Arbeit hieß es fälschlich zwölf Fasern.) Ich möchte hier nochmals die gemeinsame Endigung betonen; die elf Fasern

verschmelzen peripher zu einem einzigen sensiblen Endzapfen. Nur in einem einzigen Falle ist es mir neuerdings gelungen, eine feine Streifung des Zapfens nachzuweisen, die auf seine Zusammensetzung aus elf Fasern hindeutet. Sie verlaufen dann als ein starkes Bündel in ihrer früher geschilderten Stützzelle nach hinten, biegen am Nervenring nach



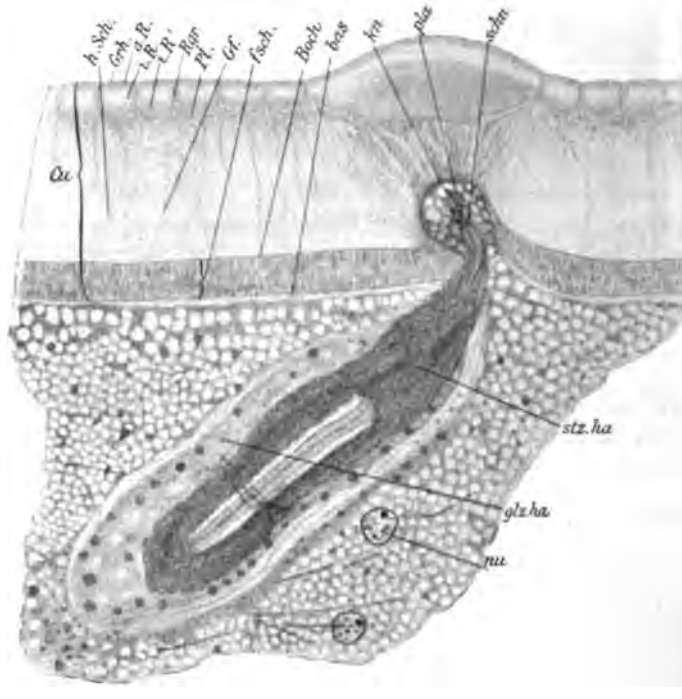
Textfig. *K*.

lateralwärts aus und treten in die elf Ganglienzellen des Ganglion nervi papillaris lateralis majoris ein, die ja dann ihre centralen Fortsätze durch die Seitenlinie nach außen in die in der Subcuticula verlaufende Commissura cephalica ventrolateralis schicken, in der sie zum Ring treten. (In Fig. 14 repräsentiert durch Zelle und Faser 68.) Lateral verläuft ferner noch der sensible Nervus papillaris lateralis minor, der aus vier zarten Fasern besteht. Zwei von ihnen gehören den beiden Nervenendigungen des ventralen Lateralorgans an (Textfig. *L*). Die eine verläuft direkt mit ihrer Stütz- und Geleitzelle, wie früher geschildert, nach hinten zum Ring. Ihm ist in dem zugehörigen Ganglion die Zelle 66 eingeschaltet. Die andre macht ihren Weg ventralwärts ausbiegend, wobei sie, wie früher geschildert, eine Zeitlang innerhalb der Unterlippenfaserzelle verläuft. Sie tritt unter Einschaltung der Zelle 67 zum Ring. Die beiden andern, die direkt von den Lippen zum Ring verlaufen, und in seiner Nähe die Zellen 64 und 65 enthalten, verästeln sich ebenfalls im Vorderende.



Textfig. *L*.

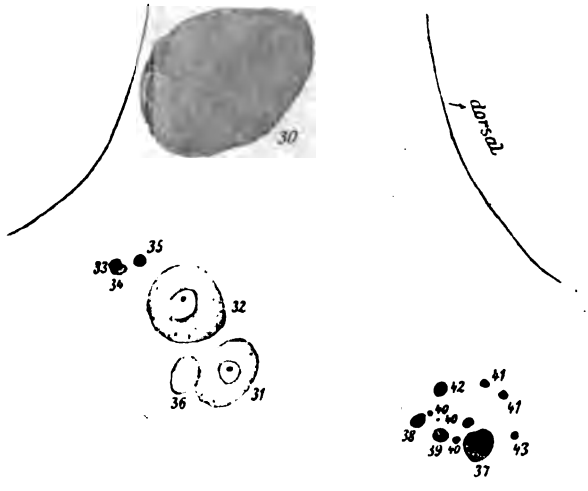
Dies sind die sensiblen Nerven des Vorderendes vor der
Hinter dem Ring findet sich in dem von uns hier betrachteten
bereich nur ein Sinnesorgan, die Halspapille. Ihre Lage, j
lateral, ist aus Fig. 1 zu ersehen. Unter der Cuticula endigt eine
faser in der in Textfig. *M* wiedergegebenen Weise. (Es ist z
Figur noch zu bemerken, daß sie meine frühere Darstellung d
organs dahin modifiziert, daß die Neurofibrille mit ihrem Kn



Textfig. *M*.

nicht frei in einer Alveole der Subcuticula endet, sondern in einer von der Nervenfaser selbst gebildeten Endkuppe.) Sie tritt dann schräg nach innen durch die Seitenlinie hindurch, von ihrer früher beschriebenen Stützzelle begleitet. Nach kurzem Verlauf aber gabelt sie sich T-förmig in einen auf- und einen absteigenden Ast. Ersterer verläuft als gleichmäßig schlanker Nerv innerhalb des Nervenbündels, das das Ganglion cephalicum laterale externum mediale mit dem Ring verbindet, nach vorn und tritt in den Ring ein. Im Querschnitt durch dieses Bündel (Fig. *N*) ist er mit 39 bezeichnet. Der andre Ast verläuft in der Seitenlinie nach hinten und tritt nach kurzem Verlauf in die

Zelle 39 des Ganglion cephalicum laterale externum mediale ein. Diese ist ja, wenn wir von den dendritischen Ästen, die ihr die Bezeichnung aranoid eintrugen, absehen, bipolar, und ihr hinterer Fortsatz läuft nun eine Strecke weit nach hinten zum Ganglion cephalicum laterale externum posterius, biegt, hier angekommen, nach außen um, tritt in die Subcuticula und verläuft hier innerhalb der Commissura cephalica ventrolateralis posterior zum Bauchnerven, in den er — jederseits — eintritt. Hier zeigt er ein recht eigenartiges Verhalten. Direkt

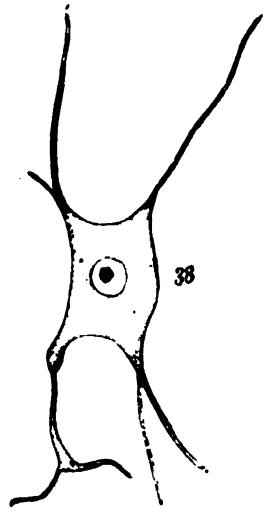


Textfig. *N*.
Querschnitt der Seitenlinie in Zelle *31*, *32*.

nach ihrem Eintritt in den Bauchnerven gabelt sich die Nervenfaser in einen dicken und einen dünnen Ast (s. Fig. 14, wo dies System grau punktiert ist). Der erstere läuft, ohne irgendwelche Besonderheit zu zeigen, geradeswegs nach vorn zum Nervenring. Der kleine Ast hingegen durchsetzt, während er im Bauchnerv nach vorn läuft, diesen, lagert sich ihm mehr medial ein, tritt auf der Höhe des großen Bauchganglions zwischen seine Ganglienzellen ein, indem er sich von den übrigen Nervenfasern des Bauchnerven isoliert, und eilt zu der Zelle 3, der einzigen bipolaren dieses Ganglions, deren peripheren Fortsatz er darstellt, während der centrale in den Nervenring tritt. Wahrlich ein sehr merkwürdiges Verhalten eines Sinnesnerven! Der Reiz, den die Faser aufnimmt, kann einmal direkt zur Centralcommissur geleitet

werden, sodann durch eine Ganglienzelle (oder Sinneszelle, wie man will) hindurch auf einem großen Umweg indirekt zur Centralcommissur, oder aber von diesem letzteren Wege wieder ab durch eine weitere Ganglien- oder Sinneszelle hindurch zum Centrum. Die Bedeutung dieser merkwürdigen Gruppierung kann mit andern ähnlichen Dingen gemeinsam erst im allgemeinen Teil diskutiert werden. Hier sei nur betont, daß wir hier zum erstenmal in unsrer Schilderung einem kontinuierlichen Zusammenhang zwischen zwei Neuronen begegnen.

Da wir an dieser Stelle zum erstenmal einer aranoiden Zelle begegnen, so seien ihr ein paar Worte gewidmet. Außer den Commissurenzellen und den merkwürdigen Durchgangszellen des Bauchnerven, die durch mehrere Fortsätze mit mehreren Nervenfasern in Verbindung stehen, sind dies die einzigen multipolaren Zellen des *Ascaris*-Nervensystems. Ich habe mir viele Mühe gegeben, ihre Bedeutung aufzuklären, und das Resultat ist, daß sie nur eine besonders merkwürdige Modifikation bipolarer Zellen darstellen. Das was sie von solchen unterscheidet, sind die zahlreichen feinen Fortsätze, die außer den Hauptfortsätzen von ihrem Körper abgehen. Form und Art des Abganges dieser stets fein fadenartigen Fortsätze ist besser als aus einer Beschreibung aus Fig. 12, nach einem Schnittpräparat im Längsschnitt der Zelle, zu sehen. Man sieht, daß die feinen Fäden auch am Ursprung des centralen Hauptfortsatzes entstehen und diesem streckenweise parallel laufen. Ihr Verhalten in einem Schrägschnitt der Zelle zeigt nach einem CAJAL-Präparat Textfig. *O*. Diese Fortsätze sind nun auf ziemlich weite Strecken innerhalb des Gewebes der Seitenlinie zu verfolgen, verlieren sich aber dann. Eine Verbindung mit benachbarten Nervenfasern kann ausgeschlossen werden, irgend eine Form der Auflösung oder ein Verlauf auf weitere Strecken war nicht zu erweisen, aber auch nicht eine sichere Endigung. Auf Grund aller Bilder, wie der Überlegung etwaiger Möglichkeiten, bin ich schließlich zur Überzeugung gekommen, daß diese Fortsätze nicht leitend-nervöser Natur sind. Und so sehr ich mich im Innern dagegen sträubte, muß ich sie als Plasmafortsätze



Textfig. *O*.

nach der früheren Fassung des Begriffes in der Wirbeltierhistologie, unbekannter, aber nicht nervöser Funktion ansehen.

Schließlich sei noch bemerkt, daß ich in einem Fall es beobachtete, daß die vom Sinnesorgan kommende collaterale Nervenfaser nicht in einiger Entfernung von der Zelle mit deren proximalem Fortsatz verschmolz, sondern in die Zelle selbst eintrat. Derartige Variationen wurden auch von APÁTHY im Hirudineennervensystem beschrieben. Näheres darüber im 3. Teil.

b. Motorische Nerven und Commissuren.

Wenden wir uns nunmehr den motorischen Nerven, sowie den verschiedenen Verbindungen zwischen Teilen der Centralorgane zu, so sei vorausgeschickt, daß durch die bekannten merkwürdigen Verhältnisse der Muskelinnervierung bei *Ascaris* hier die Möglichkeit ohne weiteres gegeben ist, den motorischen Nerven bis zum Endorgan zu verfolgen. Der Nerv tritt nämlich hier nicht zum Muskel, sondern umgekehrt der Muskel zum Nerv. Eine jede Muskelzelle sendet in einer später genau zu besprechenden Weise einen oder mehrere Innervierungsfortsätze zu einem Längsnerven, an dem angelangt er mit einer Nervenfaser verschmilzt. Da dies im ganzen Körper in gleicher Weise erfolgt, so ist mit einer Beschreibung der Längsnerven vom Centralorgan bis zur ersten Dorsoventralcommissur auch das Verständnis für den Bau dieser Teile im ganzen Körper gegeben.

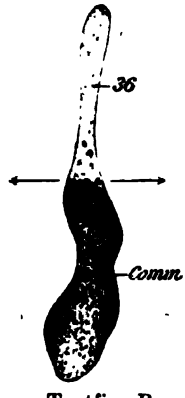
Wir beginnen unsre Darstellung mit den meist kurzen Nerven, die die einzelnen Ganglien des Centralorgans miteinander verbinden, um so die Schilderung der Centren zu ergänzen. Da steht zunächst der Nervenring in Verbindung mit dem Ganglion cephalicum laterale externum mediale durch ein Nervenbündel, welches aus elf Nervenfasern besteht. Von diesen ist stets eine sehr stark, wie der Querschnitt dieses Bündels, Fig. *N*, zeigt. Verfolgen wir sie nach hinten, so erweist sie sich als der Fortsatz der großen unipolaren Zelle 37. Zwei weitere haben mittleren Durchmesser. Sie treten im Ganglion cephalicum laterale externum mediale zu den aranoiden Zellen 38 und 39. Das Schicksal der einen kennen wir schon, es ist die sensible Faser der Halspapille, die andre verhält sich, außer daß sie keine Verbindung mit dem Sinnesorgan besitzt, genau ebenso, tritt also auch jenseits ihrer Ganglienzelle durch die Commissura cephalica ventrolateralis posterior zum Bauchnerv, in dem die Faser nach vorn zum Ring verläuft. Diese beiden Nervenfasern sind es denn auch, die in unserm Schema, Fig. 1, den dünnen Faden bilden, der die Ganglia cephalica lateralia externa

medialia und posteriora miteinander verbindet. Die andern acht Fasern sind sehr zart. Drei von ihnen gehören als Fortsätze zu der unipolaren aranoiden Zelle 40 des Ganglion cephalicum laterale externum mediale, und zwar verschmelzen zwei von ihnen nicht weit hinter dem Ring zu einem einheitlichen Stamm, der dritte vereinigt sich mit diesem wieder nicht weit von der Ganglienzelle selbst (Fig. 10). Eine solche Vereinigung zweier zunächst parallel laufender Fasern oder richtiger von der Ganglienzelle aus betrachtet, eine Spaltung des unipolaren Fortsatzes einer Zelle in zwei parallele Fasern findet auch bei dem Fortsatz der Zelle 41 statt, zu der also zwei weitere Fasern des Nervenbündels gehören (Textfig. *N*). Es bleiben nunmehr noch drei Fasern im Bündel übrig, von denen eine den unipolaren Fortsatz der Zelle 42 darstellt (Fig. 10), eine andre den centralen Fortsatz der bipolaren Zelle 43. Ihr peripherer Fortsatz gelangt an den medialen Rand der Seitenlinie — das eben besprochene Nervenbündel liegt in ihr dorsal — und verläuft als eine der vier zarten Fasern des Nervus lateralis dicht neben dem Excretionskanal nach hinten. Die elfte Faser endlich verläuft ohne in eine Ganglienzelle einzutreten durch das Ganglion cephalicum laterale externum mediale hindurch und tritt, nachdem sie sich ebenfalls in zwei parallel laufende Fasern gespalten hat, auch zu dem Nervus lateralis (Fig. 14). Nach dieser Darstellung findet man natürlich im Querschnitt unsres Nervenbündels nur nahe beim Nervenring elf Fasern, weiter hinten nur neun.

Fig. *N* zeigt uns im Querschnitt der Seitenlinie noch ein weiteres Nervenbündel, welches ventral gelegen ist. Es besteht aus nur vier Nervenfasern, von welchen eine sehr dick ist, die übrigen zart erscheinen. Dies Bündel stellt den Nervenfaden dar, welcher im Schema Fig. 1 das Ganglion cephalicum laterale externum anterius mit der Commissura cephalica ventrolateralis verbindet. Von den kleinen Fasern sind zwei die Fortsätze der im Ganglion cephalicum laterale externum anterius gelegenen unipolaren Zellen 33 und 34. Sie treten in der Nähe des Ringes, ebenso wie die andern Fasern dieses Bündels, in die Commissura cephalica ventrolateralis ein und verlaufen in dieser ventralwärts zum Ring. Die dritte kleine Faser, die sich centralwärts ebenso verhält, verläuft nach hinten zur bipolaren Zelle 35 des gleichen Ganglion. Ihr peripherer Fortsatz wendet sich wieder medialwärts und tritt zum Nervus lateralis, dessen vierte Faser bildend (Fig. 14). Diese Faser stellt im Schema Fig. 1 den Verbindungsfaden zwischen Ganglion cephalicum externum laterale anterius und dem Lateralnerv dar. Von bedeutend größerem Interesse ist dagegen die vierte dickste Faser dieses

Bündels, deren Verlauf uns wiederum ein Faktum von großer prinzipieller Bedeutung enthüllen wird. Centralwärts verhält sie sich ebenso wie die drei andern Fasern, d. h. sie tritt durch die große Commissura cephalica ventrolateralis zum Nervenring. Innerhalb des Ganglion cephalicum laterale externum anterius verbindet sie sich dann mit der großen bipolaren Ganglienzelle 36. Deren peripherer Fortsatz verhält sich nun rechts und links etwas verschieden. Rechts verläuft er, wenn das Tier nicht sehr gedehnt ist, nur eine kurze Strecke in der Seitenlinie nach hinten (in Fig. 14 blau punktiert), um dann mit einer Nervenfaser, welche die Seitenlinie schräg von vorn nach hinten durchsetzt, zu verschmelzen. Ich sage absichtlich nicht, sie gabelt sich T-förmig, denn es liegt eine wirkliche Verschmelzung vor, da die erwähnte, die Seitenlinie durchsetzende Nervenfaser sich in ihrer später zu besprechenden feineren Struktur typisch von den eigentlichen Fortsätzen der Zelle 36 unterscheidet. Wir haben hier nichts andres vor uns als die Grenze zweier Neurone, die zwar vollständig miteinander in Kontinuität stehen, deren Grenze aber doch in der feineren Struktur der beiden Zellterritorien ausgedrückt ist. Welches ist aber nun das Schicksal der so mit der Zelle 36 verbundenen Nervenfaser? Sie stellt, wie sich leicht nachweisen läßt, die eine der beiden ganz gleichmäßig aussehenden und sehr kräftigen Nervenfasern dar, die die Commissura ventrodorsalis obliqua bilden, und zwar die hintere von diesen. Sie verläuft demnach, centralwärts die Seitenlinie durchsetzend, in der das Bauchganglion enthaltenden Gewebsbrücke direkt zum Nervenring, in den sie mit dem Bauchnerven eintritt. Peripher von der Verschmelzungsstelle tritt sie dagegen aus der Seitenlinie, schräg nach hinten verlaufend, in die Subcuticula ein und verläuft hier im Bogen dorsalwärts zur Rückenlinie, um hier in den Rückennerven einzutreten, nachdem sie noch vorher mit dem Subdorsalnerven eine später zu besprechende Verbindung eingegangen. In ersterem gabelt sie sich in einen auf- und einen absteigenden Ast, die zusammen die blau punktierte Nervenfaser des Rückennerven darstellen. Peripher verläuft sie, so weit wie das Gebiet unsrer Untersuchung geht, geradeswegs nach hinten und nimmt bald hinter der Gabelungsstelle an der Muskelinnervierung teil. Centralwärts verläuft sie im Nervus dorsalis bis kurz hinter den Nervenring. Da biegt sie plötzlich nach rechts aus, tritt wieder in die Subcuticula ein und nimmt einen Verlauf nach der rechten Seitenlinie zu. Sie stellt jetzt nichts andres dar als die rechte Commissura ventrodorsalis anterior. Sie verläuft nun parallel mit dem Nervenring, bald auf seiner Höhe,

bald auch vor ihm gelegen zur Seitenlinie, durchsetzt sie, tritt dann wieder in der Subcuticula schräg nach hinten, gesellt sich der Commissura cephalica ventrodorsalis ungefähr in ihrer Mitte bei und verläuft, an ihrem Vorderrande gelagert, direkt mit ihr zum Nervenring!



Textfig. *P*.

Innerhalb der linken Seitenlinie ist der periphere Fortsatz der Zelle 36 ziemlich weit nach hinten zu verfolgen (das rote System der Fig. 14). In der Höhe der die beiden Excretionsgefäßschenkel verbindenden Brücke scheint er in den Schnitten plötzlich aufgehört zu haben. Genauere Untersuchung zeigt aber, daß diese Faser der linken Seite ebenso wie die der rechten, nur weiter rückwärts, mit einer die Seitenlinie durchsetzenden Nervenfaser verschmilzt. Auch hier wieder dieselbe Erscheinung, daß trotz der Verschmelzung die Struktur der beiden Fasern getrennt bleibt, was hier noch bedeutungsvoller ist, da sich hier bei der linken Faser mit absoluter Sicherheit nachweisen läßt, daß hier die Verschmelzungsgrenze zweier Neurone liegt. In Textfig. *P* ist diese bedeutungsvolle Stelle aus einem frontalen Längsschnitt abgebildet. Von vorn kommt die längsgetroffene Faser der Zelle 36 und geht an der durch Pfeile bezeichneten Stelle kontinuierlich in die quergetroffene Commissurenfaser über. Diese ist ein wenig abgeflacht und schickt der andern Faser einen Wulst wie einen Empfängnishügel entgegen. An der Verschmelzungsstelle geht unvermittelt die blasse, homogene Struktur der einen Faser in die körnige der andern über. Die die Seitenlinie durchsetzende Nervenfaser ist hier auf der linken Seite eine der Fasern der Commissura ventrodorsalis II, und zwar die vordere von den beiden dicken Fasern, die zusammen mit einer zarten die Commissur zusammensetzen. Verfolgen wir diese Faser von der Verschmelzungsstelle nach der Ventralseite, so sehen wir sie in der Subcuticula zum Bauchnerv gelangen, in den sie eintritt. Hier gabelt sie sich sofort in zwei Äste, von denen einer den Bauchnerven von ventral nach dorsal quer durchsetzt, um sich dann wieder T-förmig zu gabeln in einen absteigenden und aufsteigenden Ast. Ersterer verläuft im Bauchnerv rückwärts durch das Ganglion ventrale I hindurch, also so weit wir ihn verfolgt haben, ohne weitere Besonderheiten zu zeigen, letzterer verläuft innerhalb des Bauchnerven in wechselnder Lage nach vorn und gelangt so ohne weitere Schicksale zum Nervenring. Der zweite Gabelast der Commissurenfaser läuft dagegen direkt nach dem

Eintritt in den Bauchnerv geradeswegs rückwärts, gelangt in das Ganglion ventrale I, und tritt hier in die große bipolare Ganglienzelle 84 ein, deren peripherer Fortsatz dann wieder im Bauchnerv nach hinten verläuft. Damit ist eine weitere absolut einwandfreie Verbindung zweier Neurone auf dem Weg durch ziemlich lange Bahnen statuiert.

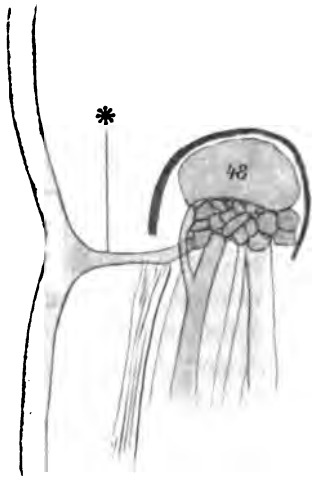
Außerordentlich kompliziert gestaltet sich das Schicksal dieser selben Nervenfaser in ihrem Verlauf dorsal von der Verschmelzungsstelle in der Seitenlinie. Hier tritt sie nun durch die Subcuticula in den Rückennerven ein, in dem angelangt sie sich sofort wieder in einen ab- und aufsteigenden Ast T-förmig gabelt. Der nach rückwärts verlaufende Ast bietet keine Besonderheiten. Der andre verläuft zunächst ohne weitere Verästelungen bis nahe hinter den Nervenring, wobei er unterwegs auch zur Muskelinnervierung verwandt wird. Nicht weit hinter dem Nervenring nimmt er eine zweite parallel mit ihm von hinten nach vorn verlaufende Faser auf, deren Schicksal wir gleich besprechen werden. (Natürlich kann man unsre Nervenfaser auch in ihrem Verlauf von vorn nach hinten betrachten; dann spaltet sie sich an dieser Stelle in zwei Fasern.) Nicht weit vor dieser Stelle ist sie mit einer andern charakteristischen, später zu besprechenden Faser des Rückennerven durch eine feine Brücke verbunden. Es scheint, daß hier wieder eine Grenze zwischen zwei Neuronen vorliegt. Und nunmehr läuft die Faser geradeswegs am Nervenring vorbei nach vorn, um sich dann etwa auf der Höhe des Nervenringes oder ein wenig vor ihm im rechten Winkel nach rechts zu wenden und wieder innerhalb der Subcuticula der rechten Seitenlinie zuzueilen. An der Umbiegungsstelle verschmilzt sie ebenfalls wieder mit einer von hinten her kommenden Nervenfaser des Rückennerven, die ohne weitere Verbindungen im Nervenstrang verläuft. Nunmehr stellt unsre Nervenfaser eine der beiden Fasern dar, die die rechte Commissura ventrodorsalis anterior zusammensetzen. In dieser verläuft sie dann ebenso, wie es für die linke Seite dargestellt wurde, zu der Commissura cephalica ventrolateralis, mit der sie dann in der ventralen Mittellinie zum Nervenring gelangt. Um das Gesamtgebiet dieser interessanten Nervenfaser zu erledigen, bleibt uns jetzt noch die Besprechung des Schicksals des Astes übrig, der mit ihr kurz hinter dem Nervenring im Rückennerven verschmolz. Dieser ist im Nerven bis zur Eintrittsstelle der Commissura ventrodorsalis obliqua zu verfolgen; hier gabelt er sich T-förmig, und der eine Ast läuft als Fortsetzung der bisherigen Faser im Nerven, so weit wir ihn verfolgt haben, nach hinten und dient dann auch der Muskelinnervation. Der seitlich

abgehende Ast stellt dagegen die zweite Faser der Commissura ventrodorsalis obliqua dar, und verläuft mit der andern bereits geschilderten durch die Gewebsbrücke des Bauchganglion ventralwärts zum Ring, wobei er ebenfalls unterwegs eine später zu besprechende Verbindung mit dem Subdorsalnerven eingeht. Also ein gewaltiges Gebiet zusammenhängender Nervenfasern! Ihre verschiedene Stärke geht aus dem Faserverlaufsschema Fig. 14 hervor.

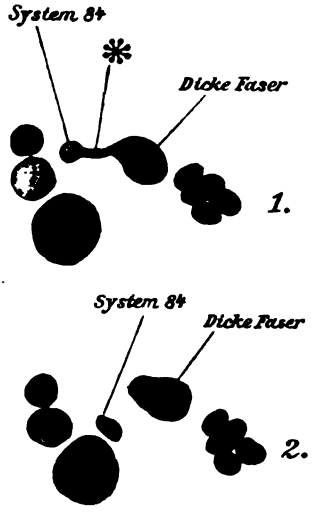
Im Anschluß an die Darstellung dieser zwei Neuronengebiete können wir gleich die sonstige Zusammensetzung des Rückennerven erledigen. Dicht am Nervenring finden wir ihn nur aus drei Nervenfasern zusammengesetzt. Zwei kleinere stellen die beiden eben besprochenen Fasern dar, die zu der einen Faser der linken Commissura ventrodorsalis anterior verschmelzen. Die dritte ist eine Nervenfaser von sehr bedeutender Dicke, eine der stärksten des ganzen Nervensystems (in Fig. 14 ebenfalls rot). Verfolgen wir sie nach vorn, so sehen wir, daß sie nicht etwa aus dem Nervenring kommt, sondern an ihm vorbei nach vorn zieht und dann plötzlich im rechten Winkel nach rechts biegt, um in der Subcuticula, die rechte Seitenlinie durchsetzend, nach der Bauchseite zu gelangen und hier wieder rechtwinkelig nach hinten zu biegen. Sie bildet also, und zwar ganz allein, die Commissura ventrodorsalis I. Am Nervenring läuft sie dann ventral vorbei, gibt aber einen rechtwinkelig abgehenden, charakteristischen Ast in den Ring ab (s. auch den Längsschnitt Textfig. *Q*). Nunmehr tritt sie in den Bauchnerven ein und verläuft in diesem ohne weitere Verbindungen nach hinten. Kehren wir nun wieder zu der Stelle ihres Eintrittes in den Rückennerven zurück, so sehen wir sie in diesem in unverminderter Stärke geradeswegs nach hinten verlaufen. Nicht weit hinter dem Ring gibt sie nun im rechten Winkel einen feinen Seitenast ab (Textfig. *R* 1*), der mit einer Faser des Systems der Zelle 84, wie oben schon erwähnt, verschmilzt und diese beiden Gebiete miteinander verbindet. Kurz vor dem Eintritt der Commissura ventrodorsalis II dient die Faser dann der Muskelinnervierung. An der Eintrittsstelle dieser Commissur gabelt sie sich plötzlich in Kreuzform. Dies geschieht, indem sie einmal im rechten Winkel eine Faser für die Commissur abgibt oder aus der Commissur aufnimmt, nämlich die dritte und dünnste der drei diese Commissur bildenden Fasern. Sie tritt in der Commissur zum Bauchnerv und verläuft in diesem rückwärts, so weit wir sie verfolgt haben, ohne mit einer Ganglienzelle in Verbindung zu treten. Sodann verläuft von der Teilungsstelle aus ein Ast, der nun dünner ist als die ursprüngliche Nervenfaser, direkt nach hinten, ein andrer durchsetzt

erst quer den Nerven, um dann auch nach hinten umzubiegen und weiter zu verlaufen.

Ein weiterer Nervenfaserkomplex kommt dem Rückennerven ebenfalls von der Ventralseite aus zu. Es wurde bereits erwähnt, daß die linke Commissura ventrodorsalis anterior im Gegensatz zur rechten aus zwei Nervenfasern besteht. Die zweite in der Commissur hinten liegende Faser kommt ebenfalls vom Nervenring, aus dem sie ventral austritt, zunächst durch die Commissura cephalica ventrolateralis und dann erst in der erwähnten Commissur zur Rückenseite (Fig. 14, das



Textfig. *Q*.



Textfig. *R*.

1, 2, aufeinander folgende Schnitte durch den N. dors.

blaue System). Hier beim Eintritt in den Rückennerven gabelt sie sich gleich in einen Ast, der direkt nach hinten verläuft und einen andern, der erst den Nerven quer durchsetzt, um dann nach hinten umzubiegen. Der erstere spaltet sich später in zwei Äste auf, die parallel miteinander nach hinten ziehen. Der zweite hat dagegen kompliziertere Schicksale. Er läuft zunächst ungeteilt nach hinten bis in die Höhe der zweiten Ventrodorsalcommissur. Hier gabelt er sich in zwei Fasern, von denen die eine einfach weiter zieht, während die andre bald nach der Gabelung der Muskelinnervierung dient. Hinter dieser Stelle gabelt sie sich wieder T-förmig, indem sie eine quer den Nerven durchsetzende Nervenfaser aufnimmt. Von dieser geht ihrerseits wieder ein im rechten Winkel nach hinten verlaufender Ast ab, die eigentliche Faser tritt aus dem

Nerven in die Subcuticula aus und stellt hier die hinterste der drei Nervenfasern der Commissura ventrodorsalis II dar; mit der Commissur verläuft sie zum Bauchnerven, auf welchem Wege eine unten zu besprechende Verbindung mit dem Subventralnerv stattfindet, tritt in diesen ein, biegt nach hinten um und eilt zur bipolaren Ganglienzelle 85 des Ganglion ventrale I, deren centralen Fortsatz sie darstellt, während der periphere im Bauchnerven nach hinten weiter verläuft.

Damit hätten wir alle den Rückennerven aufbauenden Nervenfasern kennen gelernt, bis auf eine. Alle bisher besprochenen Fasern kamen dem Rückennerven durch Commissuren zu. Nur die letzte jetzt noch zu besprechende erhält er direkt aus dem Nervenring. Und zwar können wir schon am Totalpräparat feststellen (s. Fig. 3), daß diese Nervenfaser direkt aus der Commissurenzelle 47 entspringt, die ja dem Ursprung des Rückennerven vorgelagert ist (Fig. 14 rot punktiert). Sie ist auch eine ziemlich kräftige Faser, die im Rückennerv direkt nach hinten zieht und vor dem Eintritt der Fasern der II. Ventrodorsalcommissur sich in zwei gabelt. Es erscheint immerhin merkwürdig, daß der ganze Dorsalnerv bis auf diese eine Faser keinerlei Nerv direkt aus dem Ring erhält, sondern sie alle ihm von der Ventralseite aus zukommen. Nach dem vorhergehenden ist es denn auch klar, daß der Rückennerv im Querschnitt eine ganz verschiedene Zahl von Nervenfasern zeigt, je nachdem, wo wir durchschneiden. Am Nervenring sind es drei, dicht hinter ihm vier, nach Eintritt der vorderen Ventrodorsalcommissuren sieben, zwischen ihnen und der II. Ventrodorsalcommissur neun, hinter dieser 13.

Wir haben im vorhergehenden nebenbei bereits die Zusammensetzung fast aller Commissuren erledigt und wollen jetzt noch das Fehlende ergänzen. Da ist zunächst noch die große Commissura cephalica ventrolateralis, von der wir bereits wissen, daß sie in der Mitte zwischen Bauch- und Seitenlinie rechts zwei, links eine Faser der Commissura ventrodorsalis anterior aufnimmt, und daß sie die elf Nervenfasern der vorderen Unterlippenpapille zur Ventralseite des Schlundringes führt. Dazu kommen die vier bereits oben besprochenen aus dem Ganglion cephalicum laterale externum anterius kommenden Nervenfasern, und schließlich nehmen an ihrer Zusammensetzung noch teil die Fortsätze der drei unipolaren Ganglienzellen des Ganglion cephalicum laterale internum posterius, alles in allem also 19 bzw. 20 Nervenfasern.

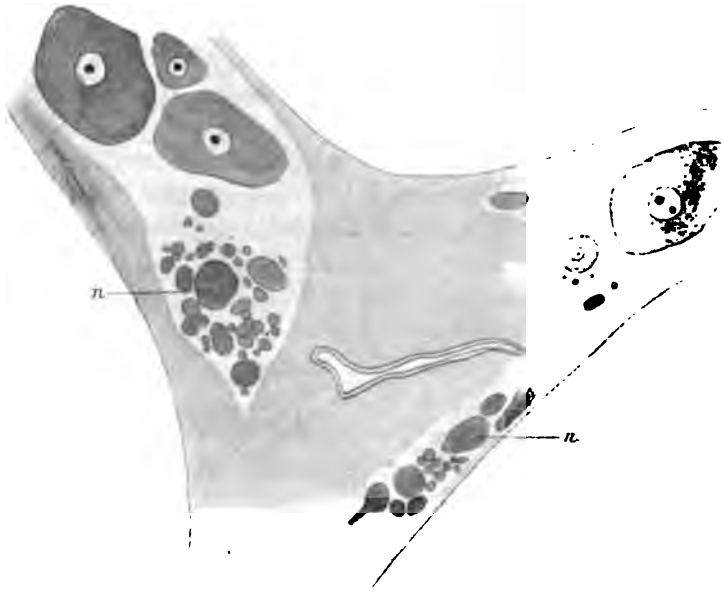
Die Commissura cephalica ventrolateralis posterior wird aus vier Nervenfasern gebildet, die alle vier gleich dünn sind. Zwei davon kennen wir bereits als aus dem Ganglion cephalicum laterale externum

mediale stammend und durch die Commissur dem Bauchnerven zugeleitet. Die andern beiden sind die Fortsätze der beiden unipolaren Ganglienzellen 44 und 45 des Ganglion cephalicum laterale externum posterius, die ebenfalls durch die Commissur zum Bauchnerven gelangen und hier direkt nach vorn zum Nervenring verlaufen, wodurch jene beiden Zellen als indirekte Centralzellen charakterisiert werden (s. Fig. 14).

Nunmehr bleibt der Besprechung nur noch die Zusammensetzung der Hauptlängsnerven des Körpers mit Ausnahme des Rückennerven übrig. Von diesen wurde der Aufbau des schmächtigsten von allen, des Lateralnerven, aus vier zarten Nervenfasern, bereits geschildert, von denen zwei direkt aus dem Ring kommen, und je eine aus dem Ganglion cephalicum laterale externum anterius und mediale. Weiterhin verläuft der Nerv aber, ohne im hier betrachteten Bereich irgend etwas Besonderes zu zeigen, neben dem Excretionskanal nach hinten. Er stellt, indem er im Hinterende in den sogenannten Bursalnerv übergeht, wie schon BRANDES beschrieb, die Verbindung mit den sensiblen Centren des Hinterendes her und ist daher wohl auch als ein sensibler Nerv aufzufassen, wofür auch seine Zusammensetzung aus äußerst feinen Fasern spricht.

Vier weitere Längsnerven sind die beiden Nervi subdorsales und subventrales. Ihre Zusammensetzung ist eine sehr einfache. Ein jeder besteht aus vier Nervenfasern, von denen eine stärker, die andern schwächer sind, die, nahe beieinander liegend, in den Sublateral-linien nach hinten verlaufen und der Muskelinnervation einer bestimmten Muskelgruppe dienen. Die Fasern entspringen sämtlich direkt aus dem Nervenring, mit Ausnahme eines Paares, nämlich je eines der zarten Nervenfasern der Subdorsalnerven, deren Ursprung am Ring die bipolare Ganglienzelle 49 eingeschaltet ist. Ähnlich wie der Rückennerv erhalten auch die Subdorsal- und Subventralnerven ständig Verbindungen mit den andern Hauptnerven, und zwar betrifft dies in dem von uns betrachteten Bezirk den linken Subventral- und den rechten Subdorsalnerven. An ersterem zieht ja innerhalb der Subcuticula die Commissura ventrodorsalis II dicht vorbei, und da löst sich von deren hinterster Nervenfaser nahe der Seitenlinie ein kurzer Ast los, der mit der dicken Nervenfaser des Subventralnerven verschmilzt, der deshalb in Fig. 14 auch blau gezeichnet ist. Nach der Strukturdifferenz zu schließen, scheint hier wieder die Grenze zwischen zwei Neuronen zu sein. Ebenso wird der rechte Subdorsalnerv von der Commissura ventrodorsalis obliqua gekreuzt, und an dieser Stelle erhält einmal seine

dicke, deshalb rot bezeichnete Nervenfaser einen Seitenast der vorderen Nervenfaser dieser Commissur, während eine andre Faser einen solchen der hinteren Commissurenfaser erhält (blau punktiert). Es kann danach wohl keinem Zweifel unterliegen, daß die Subdorsal- und Subventralnerven auf diese Art ständig im Körper mit den übrigen Längsnerven verbunden sind und natürlich auch mit den Gebieten dort befindlicher Ganglienzellen. (In Fig. 14 repräsentieren so die schraffierten Fasern

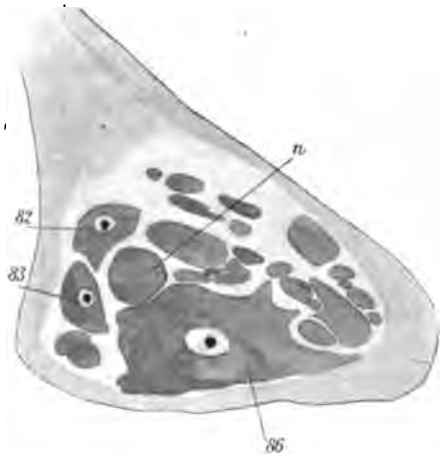


Textfig. *S*.

subdorsal links je drei Fasern, subventral rechts vier, subventral links drei, während der Nervus subdorsalis dexter vollständig ist.)

Und damit wenden wir uns der Betrachtung des größten und wichtigsten aller Nerven des *Ascaris*-Körpers, des Bauchnerven, zu. Er ist aus einer relativ sehr großen Zahl von Nervenfasern zusammengesetzt. Natürlich schwankt sie auch, je nach dem Ort, an dem wir zählen, da in dem Nerven sowohl Verbindungen verschiedener Nervenfasern, wie auch Aufspaltungen vorkommen. Dicht hinter dem Schlundring sind es 55 Fasern, die den Nerven zusammensetzen. Um den Ausmündungskanal des Excretionsorgans herum läuft der Nerv, wie schon früheren Autoren bekannt war, in zwei ungleichen Schenkeln, von denen der rechte 38, der linke 17 Fasern führt, wie der Querschnitt Textfig. *S*

zeigt, der durch die Bauchlinie in dieser Region gelegt ist und auch noch Teile des Bauchganglions enthält. Die den Nerv zusammensetzenden Fasern sind wieder äußerst ungleich an Volumen und wechseln in ihrer Lage. Von Zeit zu Zeit taucht eine der tiefer gelegenen Fasern an die dem Innenrand der Bauchlinie zu gelegene Oberfläche, um hier der Muskelinnervation zu dienen, was übrigens auch beim Rückennerven der Fall ist, und dann wieder in die Tiefe zu steigen. Die meisten der Nervenfasern zeigen während ihres Verlaufes bis zum Ganglion ventrale I nichts Besonderes, viele laufen sogar ohne weiteres durch dieses Ganglion hindurch. Sie sollen nicht weiter beschrieben werden. In dem Querschnitt Textfigur *T*, der durch das Ganglion ventrale I gelegt ist, sind sie unbezeichnet geblieben und im Faserverlaufsschema Fig. 24 alle zusammen durch die schraffierte Faser angedeutet. Ferner ist das Schicksal der aus verschiedenen Commissuren kommenden Fasern bereits in anderm Zusammenhang dargestellt worden. Außer den zu den Ganglienzellen des Ganglion ventrale I in Beziehung tretenden Fasern ist dann nur noch ein Fasersystem bemerkenswert. Es sind dies zwei auffallend dicke Nervenfasern, die von dem Ring entspringen und im Bauchnerven so nach hinten verlaufen, daß eine im rechten, die andre im linken Ast bei der Teilung des Nerven um den Excretionskanal verläuft (*n* in Textfig. *S*). Nicht weit hinter dieser Stelle vereinigen sich aber die beiden Fasern zu einer ungeheuer dicken Faser, die so weit als unser Untersuchungsgebiet reicht, sich nach hinten verfolgen läßt (Textfigur *T n*) und in Fig. 14 punktiert dargestellt ist.



Textfig. *T*.

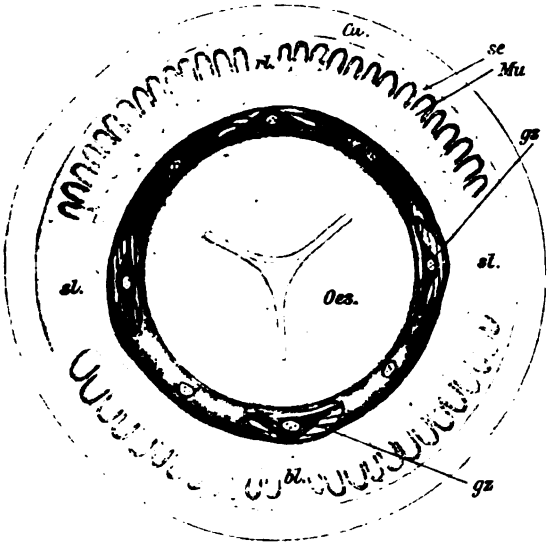
Alle andern irgendwie bemerkenswerten Fasern stehen also in Beziehung zum Bauchganglion. Eine Anzahl seiner Zellen sind allerdings einfache bipolare Ganglienzellen, deren centraler Fortsatz ohne weiteres zum Nervenring läuft, deren peripherer im Bauchnerv nach hinten zieht. Es sind dies die Fortsätze der Zellen 79, 81, 83, 89, 90, 91 für die repräsentativ in Fig. 14 Zelle 79 dargestellt ist. Der centrale Fortsatz

der bipolaren Zelle 82 verschmilzt ungefähr in der Mitte zwischen Ganglion und Nervenring mit einer etwa gleich starken Nervenfaser (Fig. 14 punktiert). Bleiben im Ganglion noch die Zellen 80, 86, 87, 88 übrig, die zusammen ein sehr interessantes System bilden. Schon in den Totalpräparaten fällt auf, daß die drei riesengroßen Zellen 86—88 stets so gelagert sind, daß 86 und 87 dicht beieinander liegen und 88 nicht weit dahinter folgt. Außerdem zeigt die Zelle 86 an ihrem hinteren, Zelle 87 an ihrem vorderen Ende auffallend unscharfe Begrenzung. Längs- und Querschnitte zeigen nun mit absoluter Sicherheit, daß diese Zellen in einem eigenartigen Zusammenhang stehen, wie Textfig. *U*, eine genaue Rekonstruktion einer Schnittserie zeigt. Die Zellen 86 und 87 sind miteinander durch eine sehr breite protoplasmatische Brücke verbunden; peripher geht 87 in eine dicke, nach hinten ziehende Nervenfaser über. 86 zeigt aber auch seinerseits wieder Verbindungen mit 85, die vermittelt werden durch eine dicke und eine dünne parallel miteinander laufende Plasmabrücke. 88 sendet außerdem centralwärts eine dicke Nervenfaser zum Ring und peripher zwei gleichstarke, parallele und gemeinsam entspringende Fasern in den Bauchnerven. Bleibt noch das centrale Verhalten der Zelle 86 übrig. Hier gibt sie im ganzen fünf Nervenfasern gleichzeitig ab, von denen vier ziemlich dünn und geradeswegs zum Ring ziehen. Die fünfte dagegen tritt zu der kleinen bipolaren Zelle 80, deren peripheren Fortsatz sie bildet, während der centrale direkt zum Ring geht. Also hier wiederum klar und einwandfrei Zusammenhang verschiedener Ganglienzellgebiete, hier durch direkte kurze Verbindungen zwischen den betreffenden Zellen! Es sei hier noch hinzugefügt, daß derartige breite Verbindungen zwischen zwei Ganglienzellen auch sonst innerhalb des Bauchnerven vorkommen. So zeigen die weiter hinten dem Nerven eingelagerten Zellen an der Fig. 8 eine solche Verkuppelung von solcher Deutlichkeit, daß sie direkt im Totalpräparat beobachtet werden kann,

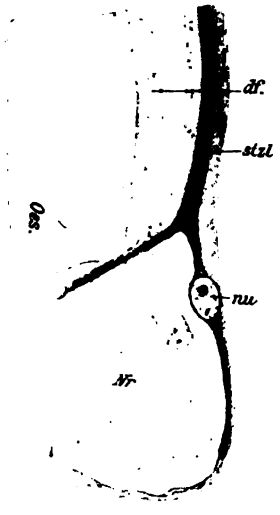
Textfig. *U*.

wie Fig. 7 bei stärkerer Vergrößerung zeigt. Weiteres Detail über den Bauchnerven wird im 2. Teil noch für *Ascaris megalocephala* gegeben werden.

Damit haben wir den Aufbau des gesamten Centralnervensystems nebst allen im Bereich des Vorderendes liegenden peripheren Nerven so kennen gelernt, daß wir mit jeder Ganglienzelle, jeder Nervenfaser und ihren Verbindungen bekannt sind, soweit sie außerhalb des Nervenringes, der großen Hauptcommissur liegen. Jetzt müssen wir, um das Bild abzuschließen, zusehen, was hier im Schlundring mit all den



Textfig. *V*.



Textfig. *W*.

in ihn eintretenden Nervenfasern geschieht. Dies ist zweifellos der schwierigste Teil unsres Vorhabens, da der Nervenring sich als der Untersuchung in hohem Maß unzugänglich erweist. Wie ich in einer früheren Arbeit (1903) schilderte, ist der Nervenring in eine charakteristische Scheide eingeschlossen. Diese wird gebildet von vier miteinander zusammenhängenden Zellen (Textfig. *V* und *W*), die ihren abgeplatteten schalenartigen Körper zu einer Hülle für den Ring verwenden. Außerdem sendet jede dieser Zellen einen faserartigen Strang nach vorn, der die Geleitfaser für einen Sinnesnerven darstellt, wie früher näher ausgeführt wurde. Diese Scheide des Nervenringes ist nun durch außerordentliche Undurchlässigkeit ausgezeichnet, so daß man in den Präparaten meist den Inhalt des Rings maceriert findet. Es ist

dies wohl auch die Ursache von APÁTHYS ganz falscher Angabe, daß in dem Ring nur freie Neurofibrillen existieren. Hat man ein wirklich gut erhaltenes Präparat, so sieht man auf den ersten Blick im Querschnitt des Ringes die typischen dicht aneinander gedrängten Nervenfasern, die sich in nichts von dem Querschnittsbild z. B. des Bauchnerven unterscheiden. In diesen Fasern verlaufen natürlich die Neurofibrillen, von denen aber erst später die Rede sein soll. Außerdem kann man im Totalpräparat manchmal die Scheide des Ringes ein Stück weit abzupfen und sieht dann deutlich die herausblätternden Nervenfasern, von denen man auch Stückchen durch Maceration darstellen kann. Die Fasern sind aber so dicht miteinander verpackt, daß an eine Isolierung nicht zu denken ist und auch hier Aufschlüsse nur durch Rekonstruktion von Schnittserien zu erhalten sind. Die dabei erhaltenen Resultate, die natürlich den Schlüssel zum Verständnis des ganzen Nervensystems geben und von höchstem Interesse sind, erfordern wegen der Komplikation des Gegenstandes aber eine so umfangreiche Darstellung und Illustration, daß ich mich entschlossen habe, sie getrennt als zweiten Teil dieser Untersuchung zu veröffentlichen.

München, im September 1907.

Nachtrag bei der Korrektur.

Während des Druckes dieser Arbeit erschien eine ausführliche Arbeit von D. DEINEKA, Das Nervensystem von *Ascaris*, diese Zeitschr. Bd. LXXXIX, 2. Heft S. 242—307, 9 Taf., 7 Textfig. Eine ausführliche Kritik dieser Arbeit erforderte wohl den gleichen Umfang wie die Arbeit selbst, da der Verfasser einer solchen Reihe von Irrtümern verfallen ist, daß nahezu nichts wird bestehen können. Der Grundfehler des Verfassers ist, daß er von der Unfehlbarkeit der intravitalen Methylenblaumethode überzeugt ist und es deshalb versäumte, sich zunächst einmal über die schwierige Histologie der Nematoden auf Grund von Präparaten mit nicht »specifischen« Methoden zu informieren. Er würde dann vielleicht weniger verachtungsvoll von seinen Vorgängern auf diesem Gebiete gesprochen, und gelernt haben, die verschiedenen Gewebsteile des Wurmes auseinander zu halten. Indem er aber alles, was sich nach Methylenblauinjektion blau färbte, als Teile des Nervensystems beschrieb und dies noch dazu meistens falsch interpretierte, kam er zu einer Darstellung des Nervensystems,

die weit hinter der zurücksteht, die z. B. Bütschli vor Jahrzehnten gab. Sein Hauptinteresse wandte der Verfasser dem sensibeln Nervensystem zu, speziell dem des Hinterendes, und findet, daß eine jede Sinnespapille von zwei Nervenfasern versorgt wird, die sich peripher durch ein merkwürdiges Neurofibrillengitter verbinden. Daran hängen die merkwürdigsten Kolbenbildungen, und schließlich vereinigen sich die Fasern zu einer Spitze, die unter der Cuticula endigt. Central verhalten sie sich ganz verschieden, indem die eine in eine einfache bipolare Sinneszelle übergeht, die andre aber in eine Zelle, die central in eine Art Neuropil übergeht. In Wirklichkeit handelt es sich in diesen Papillen um eine oder mehrere einfache, glatte Nervenfasern, deren Ende die Cuticula durchbohrt. Die eigentliche Papille wird von der Subcuticula gebildet, und das merkwürdige Geflecht des Verfassers ist nichts andres, wie das mit dem Methylenblau gefärbte und durch die schlechte Fixierung des Objektes (mit Ammoniumpikrat) macerierte Maschenwerk des Subcuticulagewebes, wie Verfasser an einem einzigen guten Schnitt hätte erkennen können. Leider geht Verfasser auf die Lippenpapillen nicht näher ein und versichert nur, daß es dort geradeso sei; hier wo eine jede Papille einzeln bestimmbar ist, ließen sich sonst besonders eklatant seine Fehler aufweisen. Geradezu unglaublich falsch ist die Darstellung, die von den Kopfcentren gegeben wird. Hier werden mehrere Typen von motorischen Zellen unterschieden, von denen aber auch nicht eine existiert. In den schematischen Illustrationen hierzu — genaue Abbildungen werden von diesem Teil nicht gegeben — besitzen alle diese Zellen einen ungeheuren nach hinten laufenden Fortsatz, während sie in Wirklichkeit unipolar sind und nur einen Fortsatz nach vorn schicken. Von dem, was der eigentliche Schlundring enthält — Verfasser verwechselt den Schlundring mit den Kopfganglien — ist ihm überhaupt nichts bekannt, und aus dem Schema des Nervenlaufs im Kopf geht hervor, daß er das gliöse Bindegewebe vor dem Schlundring für ein Neuropil hält. Weiterhin glaubt Verfasser die alte Tatsache der merkwürdigen Muskelinnervation der Nematoden umstürzen zu können und findet dafür eine Innervation wie sonst im Tierreich. Die Tatsachenunterlagen dafür sind mit Methylenblau gefärbte Gliafasern und aus ihrer Scheide herausgeschrumpfte Nervenfasern. Besonders schön tritt das vollständige Unvorbereitetsein und die Oberflächlichkeit der Untersuchung in dem hervor, was über die Neurofibrillen gesagt wird. In den Sinnesnervenfasern der *Ascaris* kann man besonders mühelos das Verhalten der Neurofibrillen feststellen, und zwar handelt es sich stets um eine haar-

scharf gezogene axiale Neurofibrille. In andern Nerven sind sie anders angeordnet, jedenfalls stets in einer Weise, die an APÁTHY-präparaten sonnenklar zu demonstrieren ist. Diese Neurofibrillen hat nun Verfasser bei seinen Methylenblau-Totalpräparaten gar nicht zu Gesicht bekommen und beschreibt das durch die Fixierung vergröberte protoplasmatische Wabenwerk in Nervenfasern wie Ganglienzellen als Neurofibrillen! In einem Fall werden sogar die Fäserchen der Gliascheide als Neurofibrillen geschildert und angegeben, daß durch die oberflächlichen Neurofibrillen die Faser wie zerfranst aussieht! Ein näheres Eingehen auf sämtliche Irrtümer des Verfassers glaube ich mir ersparen zu können und bin überzeugt, daß ein jeder Kenner der — allerdings von den Wirbeltieren recht abweichenden — Nematodenhistologie mir zustimmen wird, daß man über diese kritiklose Arbeit zur Tagesordnung übergehen darf.

Literatur zu Teil I.

ST. APÁTHY (1893), Über die Muskelfasern von Ascaris nebst Bemerkungen über die von Lumbricus und Hirudo. Z. wiss. Mikrosk. Bd. X.

— (1894), Das leitende Element in den Muskelfasern von Ascaris. Arch. mikr. Anat. Bd. XLIII.

G. BRANDES (1899), Das Nervensystem der als Nemathelminthen zusammengefaßten Wurmtypen. Abhdl. Naturf. Ges. Halle. Bd. XXI.

O. BÜTSCHLI (1874), Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Nematoden. Arch. mikr. Anat. Bd. X.

R. GOLDSCHMIDT (1903 a), Histologische Untersuchungen an Nematoden. I. Zool. Jahrb. (Anat.). Bd. XVIII.

— (1903 b), Über die sogenannten radiärgestreiften Ganglienzellen von Ascaris. Biol. Centralbl. Bd. XXIV.

— (1906), Mitteilungen zur Histologie von Ascaris. Zool. Anz. Bd. XXIX.

O. HAMANN (1895), Die Nemathelminthen. 2. Heft. Jena 1895.

R. HESSE (1892), Über das Nervensystem von Ascaris megalocephala. Diese Zeitschrift. Bd. LIV.

A. LOOSS (1905), The anatomy and Life History of Anchylostoma duodenale Dub. Rec. Egyptian Gov. School of Med. Vol. III.

M. RAUTHER (1906), Beiträge zur Kenntnis von Mermis albicans v. Lins. mit besonderer Berücksichtigung des Haut-Nerven-Muskelsystems. Zool. Jahrb. (Anat.). Bd. XXIII.

E. ROHDE (1885), Beiträge zur Kenntnis der Nematoden. Zool. Beitr. Bd. I.

— (1892), Muskel und Nerv. I. Ascaris. Zool. Beitr. Bd. III.

— (1894), APÁTHY als Reformator der Muskel- und Nervenlehre. Zool. Anz. Bd. XVII.

A. Schneider (1866), Monographie der Nematoden. Berlin 1866.
O. L. zur Strassen (1904), Anthraconema, eine neue Gattung freilebender Nematoden. Zool. Jahrb. Suppl. 7.

Erklärung der Abbildungen.

Die fettgedruckten Zahlen beziehen sich stets auf die im Text gegebene Nummer der betreffenden Ganglienzelle. Die Figuren sind in der lithographischen Ausführung gegenüber den Originalen um die Hälfte verkleinert.

Tafel II.

Fig. 1. Schematische Darstellung des Vorderendes von *Ascaris* mit eingetragenem Nervensystem, von der Bauchseite gesehen.

Fig. 2. Die Zusammensetzung der Gangl. cephal. lat. int., cephal. lat. int. post., nervi pap. later. maj. et min. der linken Körperseite. Der Inhalt des Nervenringes nicht erkennbar. Vor Zelle 64 sind 5 cm Faserverlauf weggelassen, um Zelle 26 auf das Bild zu bringen. Nach einem Methylenblautotalpräparat. Vergr. 380.

Fig. 3. Das Gangl. cephal. dors. mit der Zelle 47 innerhalb des Nervenringes. Methylenblautotalpräparat. Vergr. 380.

Fig. 4. Das Gangl. cephal. subdors. mit den beiden Bindegewebszellen. Methylenblautotalpräparat. Vergr. 380.

Fig. 5. Das Gangl. cephal. ventrale. Methylenblautotalpräparat. Vergr. 250.

Fig. 6. Ein Teil des Gangl. nervi papill. later. maj. im Schnitt, um die Formverhältnisse der drei Zellgruppen zu zeigen. Cajals Silbermethode. (Nur der bequemeren Reproduktion wegen auch im Methylenblauton gedruckt.) Vergr. 590.

Fig. 7. Die beiden in direkter Kontinuität stehenden Ganglienzellen der hinteren Bauchlinie (s. Fig. 8). Methylenblautotalpräparat. Vergr. 380.

Fig. 8. Ein Stück der Bauchlinie hinter dem Gangl. ventr. I, um die eingestreuten Ganglienzellen zu zeigen, und die beiden in Fig. 7 stärker vergrößerten Zellen. Methylenblautotalpräparat. Vergr. 45.

Fig. 9. Das Gangl. ventr. I innerhalb des Bauchnerven. Die Nervenfasern sind nicht deutlich. Methylenblautotalpräparat. Vergr. 240.

Fig. 10. Die Gangl. ceph. lat. ext. innerhalb der rechten Seitenlinie. Methylenblautotalpräparat. Vergr. 250.

Fig. 11. Das Gangl. nervi papill. subventr. dextr. *st* die Stützfaser der Nervenfaser 50 (s. Goldschmidt 1903 a). Methylenblautotalpräparat. Vergr. 380.

Fig. 12. Die Zelle 38 des Gangl. ceph. lat. ext. med. im Schnitt zur Demonstration der aranoiden Zellform. R. Heidenhains Chromsäure-Hämatoxylin. (Methylenblauton nur in der Reproduktion.) Vergr. 600.

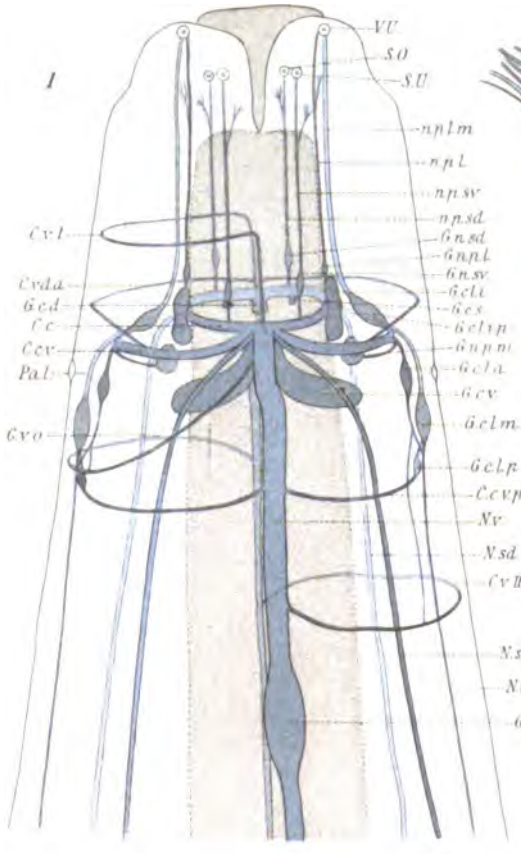
Tafel III.

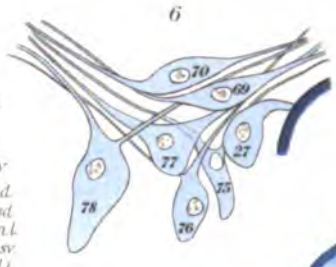
Fig. 13. Methylenblautotalpräparat des ganzen Centralnervensystems mit den sämtlichen existierenden Ganglienzellen. Der Hautmuskelschlauch ist rechts subdorsal der Länge nach aufgeschnitten und nach Entfernung des Oesophagus

und der Lippen ausgebreitet. Der Nervenring erscheint wie ein Band eingelagert in sein gliöses Hüllgewebe. Die Körperlinien sind stark blau gefärbt, zwischen den Seitenlinien sind die Gewebsbrücken ausgespannt, die die durchschimmernden Excretionskanäle enthalten. Muskulatur gelb. Alle innerhalb der Subcuticula verlaufenden Nervenfasern schimmern hell durch. Bei dieser schwachen Vergrößerung sind nur die dunkelblau gefärbten Ganglienzellen sichtbar, ihre blassen Fortsätze nicht zu erkennen. Das Bild ist nur insofern schematisiert, als der Verlauf der Muskelfasern, der nur mühevoll wiederzugeben wäre, nur ungefähr dargestellt ist, und daß Ganglienzellen, die sich überdeckten, nebeneinander gezeichnet wurden, ferner daß auf differente Tinktion der einzelnen Zellgruppen, die die Präparate zeigen, keine Rücksicht genommen wurde.

Tafel IV.

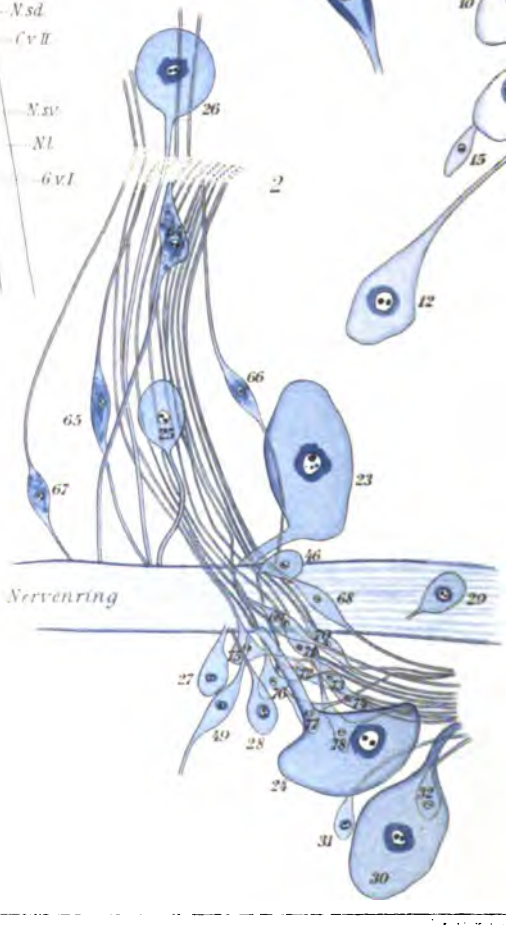
Fig. 14. Halbschematische Darstellungen des Faserverlaufs außerhalb des Nervenringes. Genaue Erklärung im Text S. 112.

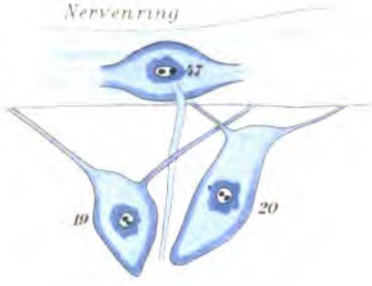

1
VU
S.O
S.U
n.p.l.m
n.p.l
n.p.sv
n.p.sd
G.n.sd
G.n.p.l
G.n.sv
G.c.l.i
G.e.s
G.c.l.p
G.u.p.m
G.c.l.a
G.c.v
G.c.l.m
G.c.l.p
C.c.v.p
N.v
N.sd
C.v.II
N.sv
N.l
G.v.I
C.v.I
C.v.d.a
G.c.d
C.c
C.c.v
Pal
C.v.o

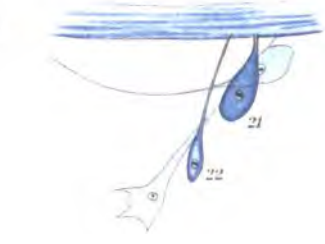

6
70
69
77
27
35
78
76

7
nn

9
10
15
12

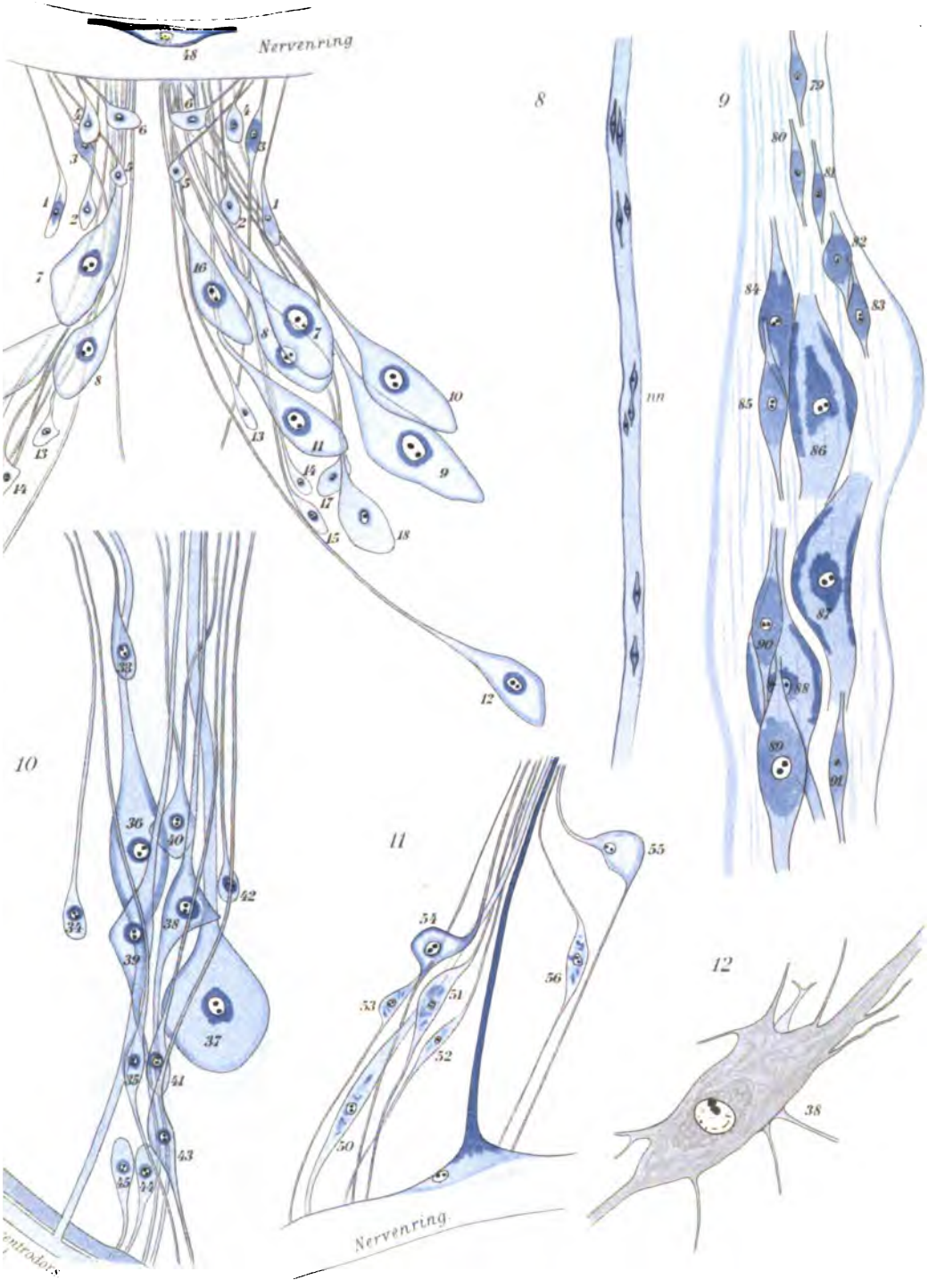

2
26
66
65
23
67
46
Nervenring
68
29
27
40
28
24
31
30


Nervenring
3
17
19
20


4
21
22

5

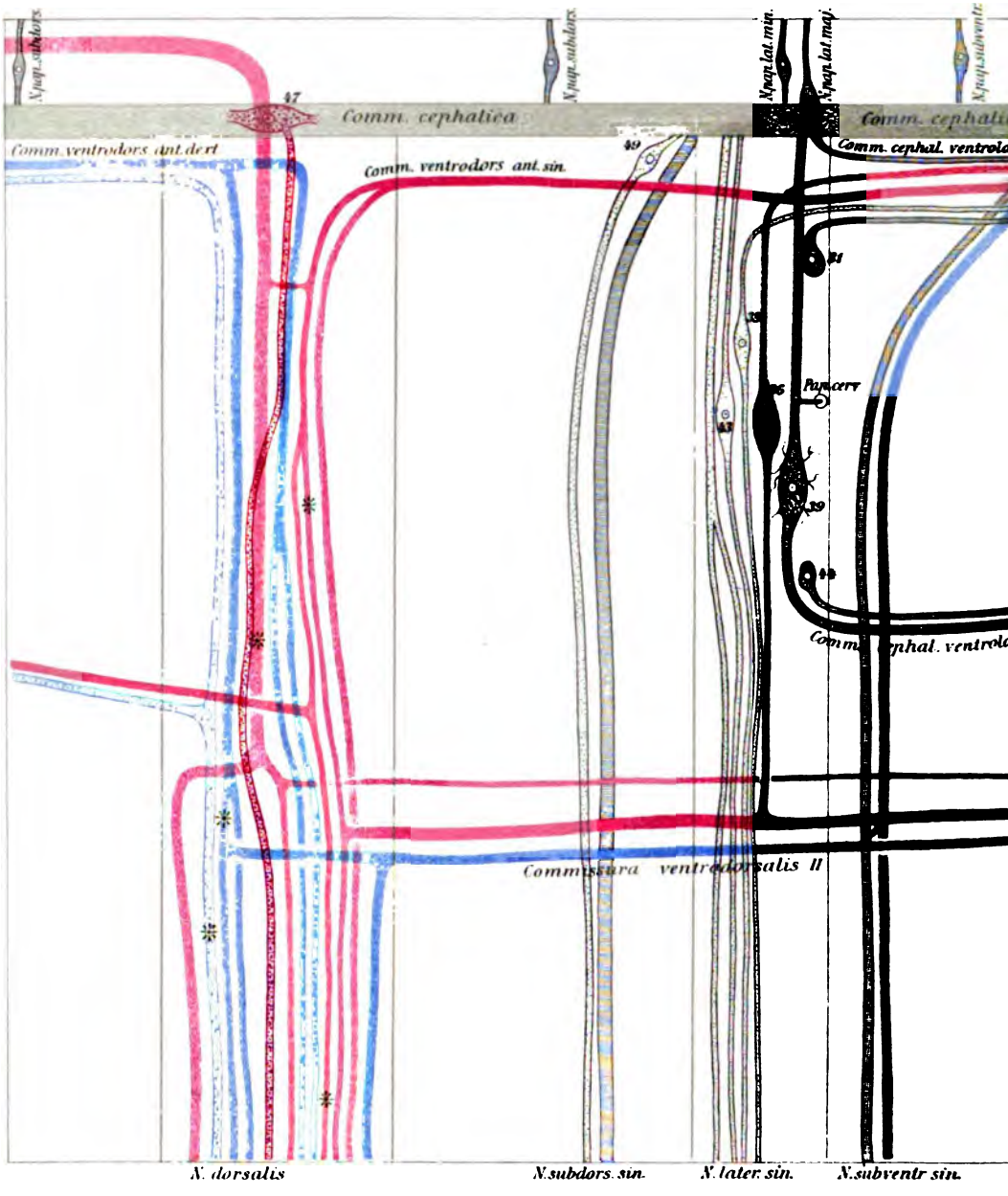
Con

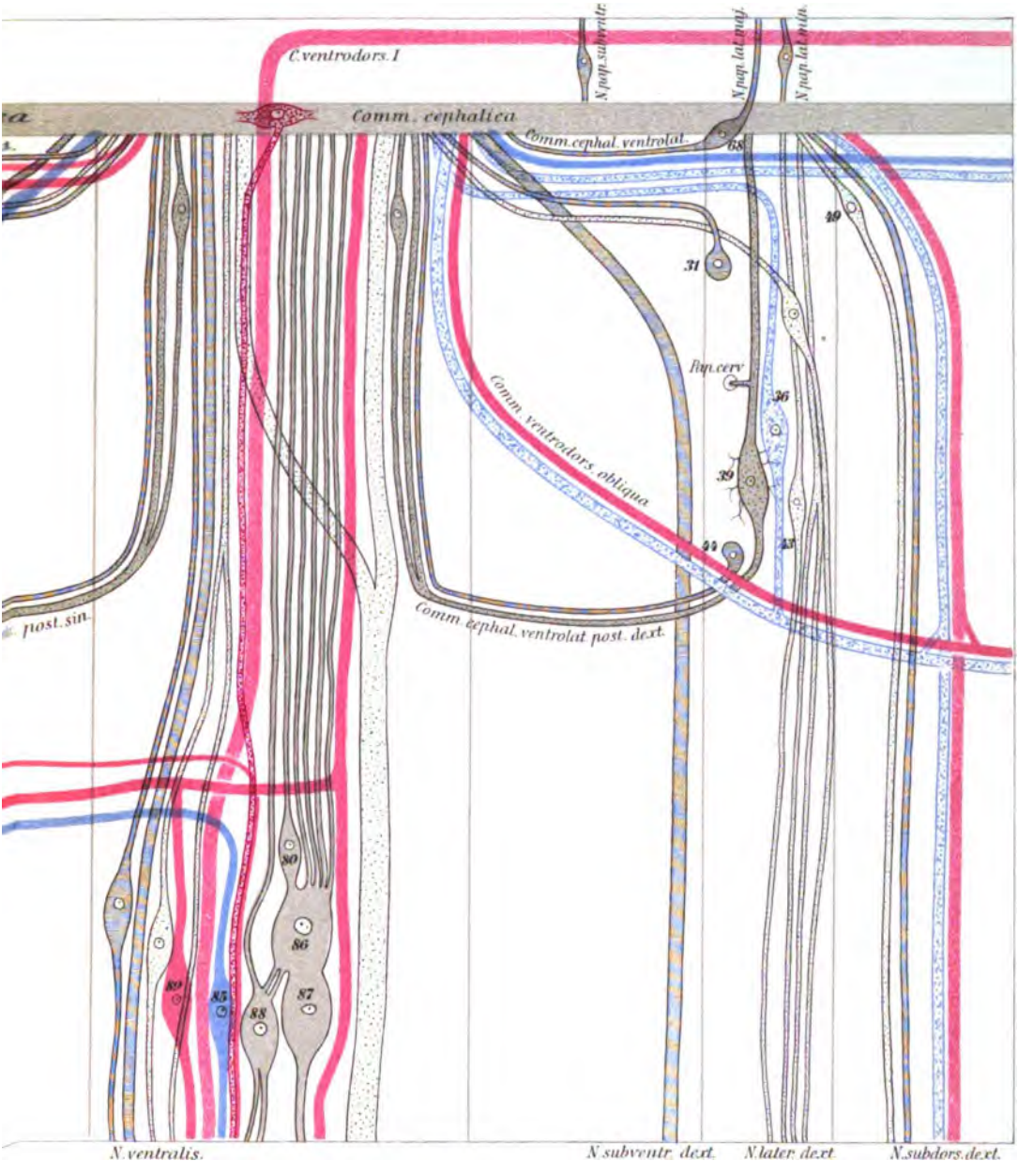

Nervenring
8
9
nn
10
11
12
Nervenring

Comm. ventrodors. I
N. subdors.
Comm. cephal. vent.
Linke Seitenlinie
Comm. ventrodors. II

Comm.ventrodors.I
Comm.ventrodors.ant.
50-56
Nervenring
N. subdors.
N. subvent.
Comm.cephal.ventrolat. post.
Comm.ventrodors.obl.
Rechte Seitenlinie
Ganglventr.I
13

Bauchlinie


N.sup.subdors.
N.sup.subdors.
N.sup.lat.min.
N.sup.lat.maj.
N.sup.subventr.
47
Comm. cephalica
Comm. cephalic
Comm. ventrodors. ant. dext.
Comm. ventrodors. ant. sin.
49
Comm. cephal. ventrolat.
21
Pap. cerv.
Comm. cephal. ventrolat.
Commissura ventrodorsalis II
N. dorsalis
N. subdors. sin.
N. later. sin.
N. subventr. sin.


C.ventrodors.I
N.sup.subventr.
N.sup.lat.ext.
N.sup.lat.int.
Comm. cephalica
Comm.cephal. ventrolat.
68
29
31
Sup.cerv
36
39
Comm. ventrodors. obliqua
44
37
Comm. cephal. ventrolat. post. dext.
post. sin.
90
86
89
85
87
88
N.ventralis.
N.subventr. dext.
N.later. dext.
N.subdors.dext.

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

Werke von O. Bütschli

Weitere Ausführungen
über den
Bau der Cyanophyceen und Bacterien
Im Anschlusse an meine Abhandlung aus dem Jahre 1890

Mit 2 Lichtdruck- und 3 lithographierten Tafeln sowie 6 Textfiguren

III u. 87 S. Lex. 8. 1896. ℳ 6.—

Untersuchungen
über
Mikroskopische Schäume und das Protoplasma
Versuche und Beobachtungen zur Lösung der Frage nach den physikalischen Bedingungen der Lebenserscheinungen

Mit 6 lithographischen Tafeln und 28 Figuren im Text

IV u. 234 S. gr. 4. 1892. ℳ 24.—

Untersuchungen über Strukturen
insbesondere über Strukturen nichtzelliger Erzeugnisse des Organismus und über ihre Beziehungen zu Strukturen, welche außerhalb des Organismus entstehen

Mit 99 Textfiguren, sowie einem Atlas von 26 Tafeln Mikrophotographien und 1 lithographierten Tafel

VIII u. 411 S. Lex. 8. 1898. ℳ 60.—

Untersuchungen
über
Mikrostrukturen des erstarrten Schwefels
nebst Bemerkungen über
Sublimation, Überschmelzung und Übersättigung des Schwefels und einiger anderer Körper

Mit 6 Abbildungen im Text und 4 Tafeln

IV u. 96 S. gr. 4. 1900. ℳ 11.—

Mechanismus und Vitalismus

III u. 107 S. 8. 1901. ℳ 1.60

:: VERLAG VON WILHELM ENGELMANN IN LEIPZIG ::

Schriften von Wilhelm Roux

Der Kampf der Theile im Organismus

Ein Beitrag zur
Vervollständigung der mechanischen Zweckmäßigkeitslehre
gr. 8. ℳ 4.—.

Programm und Forschungsmethoden

der

Entwicklungsmechanik der Organismen

leichtverständlich dargestellt
gr. 8. ℳ 3.—.

Über die Bedeutung der Kerntheilungsfiguren

Eine hypothetische Erörterung
gr. 8. ℳ —.60.

Gesammelte Abhandlungen

über

Entwicklungsmechanik der Organismen

Zwei Bände. gr. 8. Geheftet ℳ 48.—; in Halbfranz gebunden ℳ 53.—.
Erster Band: Abhandlung I–XII, vorwiegend über funktionelle Anpassung. Mit 3 Tafeln und 26 Textfiguren.
Zweiter Band: Abhandlung XIII—XXXIII, über Entwicklungsmechanik des Embryo. Mit 7 Tafeln und 7 Textfiguren.

Vorträge und Aufsätze

über

Entwickelungsmechanik der Organismen

herausgegeben von
Wilhelm Roux
Heft II:

Über den chemischen Charakter

des

Befruchtungsvorganges

und seine Bedeutung für die
Theorie der Lebenserscheinungen
von
Jacques Loeb
gr. 8. ℳ —.80

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig

LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY USE

LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CALIFORNIA
LIBRARY USE